



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

MARIA CRISTINA SANCHES

**CRESCIMENTO E ATIVIDADE FOTOSSINTÉTICA
EM DUAS ESPÉCIES DE LIANAS DE UMA FLORESTA
ESTACIONAL SEMIDECIDUAL**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Maria Cristina Sanches
IFC S. Paulo
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, para a
obtenção do Título de Doutor em Biologia
Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

Campinas, 2004

I

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL
SEÇÃO CIRCULANTE

UNIDADE BC
Nº CHAMADA T/UNICAMP
Sa 55c
V _____ EX _____
TOMBO BC/ 58467
PROC 16-111-04
C _____ D X _____
PREÇO R\$ 11,00
DATA 22-06-04
Nº CPD _____

CM00198345-6

BIB ID 317688

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

Sa 55c

Sanches, Maria Cristina

Crescimento e atividade fotossintética em duas espécies de Lianas de uma floresta estacional semidecidual / Maria Cristina Sanches.--
Campinas, SP: [s.n.], 2003.

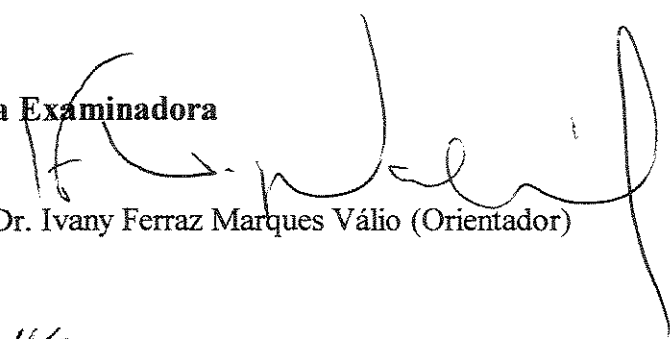
Orientador: Ivany Ferraz Marques Válio

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas .
Instituto de Biologia.

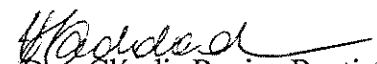
1. Biologia vegetal. 2. Fotossíntese. 3. Florestas. I. Válio, Ivany Ferraz Marques. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da defesa: 30/01/2004

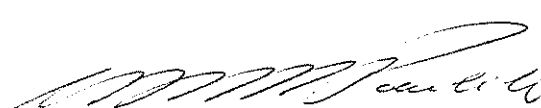
Banca Examinadora



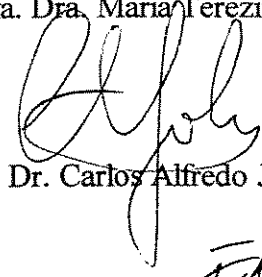
Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio (Orientador)



Profa. Dra. Cláudia Regina Baptista Haddad



Profa. Dra. Maria Terezinha Silveira Paulilo



Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly



Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos

Prof. Dr. Sergius Gandolfi

Prof. Dra. Marlene Aparecida Schiavinato

*Aos meus pais
e ao Marco*

AGRADECIMENTOS

Quero manifestar a minha sincera gratidão,

ao Prof. Dr. Ivany F. M. Válio, por acreditar na minha pessoa, pela paciência e constante atenção durante todos esses anos e sobretudo pelas longas conversas e pela amizade que sempre com carinho serão lembradas. O meu muito obrigada pela inestimável orientação e por tudo que aprendi.

à Professora Dra. Cláudia R. B. Haddad e aos professores Dr. Victor Cardoso e Dr. Sergius Gandolfi pelas críticas e sugestões durante a Pré-banca que tanto contribuíram para uma melhor apresentação deste trabalho, e principalmente pela paciência na leitura...

aos membros da Banca, Dr. Ivany F. M. Válio, Dra. Cláudia R. B. Haddad, Dr. Sergius Gandolfi, Dra. Maria Terezinha Paulilo, Dr. Carlos Alfredo Joly, Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos, Dra. Marlene A. Schiavinato pela disposição e interesse.

ao Prof. Dr. Carlos A. Joly, do Departamento de Botânica, que gentilmente nos emprestou o medidor de trocas gasosas, o meu sincero apreço.

à Dra. Rogéria P. Souza, pela sua valiosa ajuda com o manuseio do IRGA, pela prontidão em nos atender, pelos seus ensinamentos, por esclarecer as nossas dúvidas e claro, pela amizade.

ao Prof. Dr. Ladaslav Sodek pelo auxílio no abstract.

à pesquisadora Maria Luiza Sant'Ana Tucci do Instituto Agronômico de Campinas (IAC) que com muito desvelo nos ajudou a elaborar as curvas de trocas gasosas em função da irradiância, pelo seu tempo despendido e também por sua paciência em dividir comigo o seu conhecimento.

ao Prof. Dr. Jurandir Zullo, do CEPAGRI, pela ajuda com o espectroradiômetro.

ao Dr. Eduardo Caruso Machado, do Instituto Agronômico de Campinas (IAC) e ao Prof. Dr. Augusto César Franco da Universidade de Brasília (UNB), pelas discussões e sugestões acerca das medidas de fluorescência.

ao Prof. Dr. Eduardo Arcoverde de Mattos, da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), pela afável recepção no Rio e pelas explicações a respeito das trocas gasosas.

ao Dr. Marco A. Boselli, pela sua inestimável ajuda com o computador e pelo tempo gasto na programação de pacotes estatísticos que em muito facilitaram com decorrer do trabalho. Querido Marco, obrigada pelo incentivo.

ao Dep. de Biologia Celular por permitir o uso do microscópio eletrônico de varredura, e às técnicas do laboratório de Microscopia Eletrônica, pela paciência dedicada.

aos amigos, aos funcionários e professores do Departamento de Fisiologia Vegetal, pelos conhecimentos transmitidos, pela amizade firmada ao longo deste anos.

à Prof. Dra. Cláudia B. Haddad e Prof. Dra. Marlene Schiavinatto, por sempre me acalmarem nos momentos difíceis.

aos professores do Departamento de Botânica que de uma forma ou de outra contribuíram para minha formação, em especial ao Prof. Dr. Flávio A. M. dos Santos.

ao Carlos, ao Giulio, à Marluci, à Sandy, à Milene, à Renita, ao Luciano, ao Fabiano, ao Milton, à Sandra, à Célia, ao Fábio, à Ana, ao Camilo, ao Javier, à Michele, à Ingrid, à Janete, ao Rogério enfim... por todos os companheiros, pela boa convivência e assistência constantes, por aqueles que tenha me esquecido.

à Sandy pela companhia no campo e ajuda nas coletas, à Milene pelas dicas com o uso do IRGA, ao Fábio e ao Javier pelo apoio e discussões nos estudos.

à Andrea Spina, a Déia, à Julieta, à Malu e ao Sieg pela nossa amizade.

ao Valdivino e à Eveline, pelo auxílio na coleta.

à Fundação José Pedro de Oliveira por permitir a coleta e a realização dos experimentos na Reserva de Santa Genebra.

ao CNPq pelo auxílio parcial e à FAPESP pela bolsa concedida.

ao Paulo e à Mercedes, meus pais, pela força e incentivo e principalmente por um sonho realizado.

ao Marco, meu marido e companheiro, por suportar a distância e pelas vezes que o deixei sozinho, pela paciência e estímulo e sobretudo, pelo carinho sempre presente, quero deixar um agradecimento muito especial.

Lista de Figuras.....	xiii
Lista de Tabelas.....	xix
Lista de Abreviaturas.....	xxiii
RESUMO.....	xxiv
ABSTRACT.....	xxviii
1. INTRODUÇÃO.....	01
2. OBJETIVOS.....	15
3. MATERIAL e MÉTODOS.....	16
Efeito Dos Diferentes Níveis de Sombreamento Sobre O Desenvolvimento Inicial Das Plântulas.....	16
3.1 Crescimento sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE.....	16
3.1.1 Obtenção das Plantas.....	16
3.1.2 Condições Experimentais.....	16
3.1.3 Avaliação do Crescimento.....	18
3.1.4 Altura, número de folhas, diâmetro do caule, distância do entrenó, comprimento do pecíolo e área foliar.....	19
3.1.5 Matéria seca, razão raiz/parte aérea e robustez do caule.....	20
3.1.6 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa seca do caule, folhas e raiz	20
3.1.7 Taxa de Crescimento Relativo e Taxa de Assimilação Líquida	21
3.2 Crescimento sob condições de sombreamento natural.....	21
<i>Crescimento em clareira pequena e sub-bosque (experimento 1)</i>	21
<i>Crescimento em clareira média e sub-bosque (experimento 2)</i>	22
3.2.1 Obtenção das Plantas.....	23
3.2.2 Condições Experimentais e Avaliação do Ambiente Físico.....	23
3.2.3 Avaliação do Crescimento.....	25
3.2.4 Altura, número de folhas, comprimento do entrenó e área foliar.....	25
3.2.5 Matéria Seca, Razão Raiz/Parte Aérea e Índice de Robustez do caule.....	26
3.2.6 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa seca do caule, folhas e raiz.....	26
3.2.7 Taxa de crescimento relativo e Taxa de assimilação líquida.....	26

Efeito da Remoção Total e Parcial de Cotilédones e Folhas Primárias.....	26
3.3. Crescimento em condições de casa de vegetação.....	26
3.3.1 Obtenção das Plantas.....	26
3.3.2 Condições experimentais.....	26
3.3.3 Altura, número de folhas, comprimento dos entrenós e área foliar.....	27
3.3.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR).....	28
3.3.5 Razões de massa do caule, das folhas e da raiz.....	28
3.4 Crescimento em condições de casa de vegetação envolvendo o bloqueio da fotossíntese.....	28
3.4.1 Obtenção das plantas.....	28
3.4.2 Condições experimentais.....	28
3.4.3 Altura, número de folhas e comprimento dos entrenós e área foliar.....	29
3.4.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR).....	30
3.4.5 Razões de massa do caule, das folhas e da raiz.....	30
3.5 Crescimento em condições de sombreamento.....	30
3.5.1 Obtenção das plantas.....	30
3.5.2 Condições experimentais.....	30
3.5.3 Altura, número de folhas, comprimento dos entrenós e área foliar.....	32
3.5.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR).....	32
 Efeito dos Diferentes Níveis de Sombreamento sobre a Atividade Fotossintética.....	 32
3.6 Medidas de trocas gasosas.....	32
3.6.1 Obtenção das plantas.....	32
3.6.2 Condições experimentais.....	33
3.6.3 Cursos diários das taxas de assimilação do CO ₂ , taxas de transpiração e condutância estomática.....	34
3.6.4 Curvas de resposta de assimilação em função da irradiância.....	35
3.6.5 Comparação da assimilação máxima (A _{máx}), transpiração máxima (E _{máx}) e condutância estomática máxima (g _{smax}).....	35
3.7 Medias de Fluorescência da Clorofila.....	36
3.7.1 Curvas de andamento diário.....	36
3.7.2 Curvas de resposta à luz.....	37
3.8 Propriedades ópticas das folhas.....	38
3.9 Conteúdo de clorofila e carotenóides.....	38
3.10 Área foliar específica.....	39
3.11 Microscopia eletrônica de varredura.....	39
3.12 Análise dos dados.....	40

4. RESULTADOS.....	42
Efeito Dos Diferentes Níveis de Sombreamento Sobre o Desenvolvimento Inicial Das Plântulas.....	42
4.1 Crescimento sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE.....	42
4.1.1 Altura, número de folhas e área foliar.....	42
4.1.2 Diâmetro do caule, comprimento do entrenó e do pecíolo.....	46
4.1.3 Matéria seca do caule, folhas e raiz; razão raiz/parte aérea e robustez do caule.	49
4.1.4 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca para o caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR).....	52
4.1.5 Taxas de crescimento relativo (TCR) e taxas de assimilação líquida (TAL)....	56
4.1.6 Efeito da redução da DFF e da alteração da qualidade espectral.....	59
4.2 Crescimento sob condições naturais de sombreamento.....	78
<i>Crescimento em clareira pequena e sub-bosque (experimento 1).....</i>	<i>78</i>
4.2.1 Altura, número de folhas e área foliar.....	78
4.2.2 Diâmetro do caule, comprimento do entrenó e do pecíolo, massa seca de caule, folhas e raiz, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule.....	82
4.2.3 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR).....	84
4.2.4 Taxas de crescimento relativo (TCR) e taxas de assimilação líquida (TAL)....	86
4.2.5 Taxas de crescimento relativo e suas relações.....	87
<i>Crescimento em clareira média e sub-bosque (experimento 2).....</i>	<i>97</i>
4.2.6 Variações da DFF e da razão V/VE.....	97
4.2.7 Altura, número de folhas, entrenó e área foliar.....	98
4.2.8 Matéria Seca, Razão Raiz/Parte Aérea e Índice de Robustez.....	99
4.2.9 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa do caule (RMC), das folhas (RMF) e da raiz (RMR).....	99
4.2.10 Taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL)....	100
Efeito da Remoção Total e Parcial de Cotilédones e Folhas Primárias.....	101
4.3 Crescimento com remoção de órgãos em condições de casa de vegetação....	101
4.3.1 Altura, comprimento dos entrenós e área foliar.....	101
4.3.2 Massa seca do caule, folhas e raiz, biomassa total e R/PA.....	106
4.3.3 Razões de massa seca do caule, folhas e raiz.....	107
4.4 Crescimento em condições de casa de vegetação envolvendo o bloqueio da fotossíntese.....	108
4.4.1 Altura, comprimento dos entrenós e área foliar.....	108
4.4.2 Massa seca do caule, folhas, raiz e total e razão raiz/parte aérea.....	111

4.4.3 Razões de Massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR).....	112
4.5 Crescimento com remoção de órgãos em condições de sombreamento.....	114
4.5.1 Altura e área foliar.....	114
4.5.2 Massa seca do caule, folhas e raiz, biomassa total, razão raiz/parte aérea e taxas de crescimento relativo.....	120
4.5.3 Razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR).....	124
Efeito dos Diferentes Níveis de Sombreamento sobre a Atividade Fotossintética....	131
4.6 Medidas de trocas gasosas.....	131
4.6.1 DFF (densidade de fluxo de fótons) e temperatura foliar.....	131
4.6.2 Curvas de andamento diário da A_{CO_2} , E , g_s e C_i	133
4.6.3 Curvas de resposta da assimilação em função da irradiância.....	138
4.6.4 Comparação da $A_{máx}$, $E_{máx}$ e $g_{smáx}$ e da EUA.....	141
4.7 Medidas de fluorescência da clorofila.....	144
4.7.1 Curvas de andamento diário.....	144
4.7.2 Curvas de resposta à luz.....	147
4.8 Propriedades ópticas das folhas.....	151
4.9 Conteúdo de clorofila e carotenóides.....	154
4.10 Área Foliar Específica e Eficiência da Absorbância.....	156
4.11 Microscopia eletrônica de varredura.....	158
5. DISCUSSÃO.....	161
5.1 Respostas de crescimento à variação de luz.....	161
5.2 Efeitos da remoção de órgãos no crescimento.....	175
5.3 Atividade Fotossintética.....	181
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	201
7. LITERATURA CITADA.....	209
APÊNDICE.....	236

Figura 1. Altura (A), número de folhas (B) e área foliar (C) em plantas de <i>Canavalia</i> mantidas nas diferentes condições da DFF e da razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.....	44
Figura 2. Altura (A), número de folhas (B) e área foliar (C) em plantas de <i>Gouania</i> mantidas nas diferentes condições da DFF e da razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). Os tratamentos de 44% DFF e 1,10 V/VE e 1,8% DFF e 0,37 V/VE foram interrompidos após 45 dias. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n=15.....	45
Figura 3. Altura, número de folhas e comprimento do entrenó em plantas de <i>Canavalia</i> após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras com hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	68
Figura 4. Comprimento do pecíolo em plantas de <i>Canavalia</i> após 30 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	69
Figura 5. Razão de massa foliar (RMF) e razão de massa do caule (RMC) em plantas de <i>Canavalia</i> após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	70
Figura 6. Razão de área foliar (RAF) em plantas de <i>Canavalia</i> após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	71
Figura 7. Robustez do caule (mg cm^{-1}) ROB em plantas de <i>Canavalia</i> após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	72
Figura 8. Altura, número de folhas e comprimento do entrenó em plantas de <i>Gouania</i> após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	73
Figura 9. Razões de massa foliar (RMF), de massa do caule (RMC) e da massa da raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	74
Figura 10. Razões de massa foliar (RMF) e da massa da raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	75
Figura 11. Razão de área foliar (RAF) e área foliar específica (AFE) em plantas de <i>Gouania</i> após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	76

Figura 12. Robustez do caule (ROB) em plantas de <i>Gouania</i> após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.....	77
Figura 13. Crescimento em altura das plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	78
Figura 14. Produção de folhas em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	79
Figura 15. Área foliar em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	79
Figura 16. Crescimento em altura em plântulas de <i>Gouania</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	80
Figura 17. Produção de folhas em plantas de <i>Gouania</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	81
Figura 18. Área foliar em plantas de <i>Gouania</i> , mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999.....	81
Figura 19. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE) e razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Canavalia</i> , no período de 0 a 15 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	88
Figura 20. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (LAR), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Gouania</i> , no período de 0 a 15 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	89
Figura 21. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica e razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Canavalia</i> , no período 15 a 30 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	90
Figura 22. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Gouania</i> , no período de 15 a 30 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	91
Figura 23. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Canavalia</i> , no período de 30 a 40 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	92
Figura 24. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Gouania</i> , no período de 30 a 45 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	93

Figura 25. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Canavalia</i> , no período de 40 a 50 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	94
Figura 26. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Canavalia</i> , no período de 0 a 50 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	95
Figura 27. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de <i>Gouania</i> , no período de 0 a 45 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).....	96
Figura 28. Altura em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias.....	101
Figura 29. Aspecto geral de plântulas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Da esquerda para direita: as duas 1 ^{as} : controle; 3 ^a : planta com remoção total dos cotilédones; 4 ^a : planta com uma folha jovem removida; 5 ^a : planta com remoção de duas folhas adultas; 6 ^a : planta com remoção de duas folhas jovens primárias.....	102
Figura 30. Comprimento dos entrenós em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	104
Figura 31. A = área foliar total (cm ²) em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Pl. intacta = controle; -1f. jovem = remoção de uma folha jovem; -1 cot = remoção de um cotilédone; -1f adulta = remoção de uma folha adulta; -2f jovens = remoção de duas folhas jovens; -2 cot = remoção de 2 cotilédones; -2f adultas = remoção de 2 folhas adultas. B = área foliar de apenas um eófilo (cm ²).....	105
Figura 32. Razão de massa seca foliar (RMF), razão de massa do caule (RMC) e razão de massa da raiz (RMR) em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).....	107
Figura 33. Altura em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias, cot. = cotilédones e f. = folhas.....	108
Figura 34. Comprimento dos entrenós em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias.....	109
Figura 35. Área foliar total em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias, cot = cotilédones; f. = folhas.....	110
Figura 36. Razões de massa seca do caule (RMC), massa seca da folha (RMF) e razão da massa seca da raiz (RMR) em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias. As letras acima das barras comparam os tratamentos (Tukey, 5%).....	113
Figura 37. Altura em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. A: 14% da DFF (sombreamento intermediário); B: 1,64% da DFF (sombreamento intenso).....	115
Figura 38. Altura em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias nas diferentes condições da DFF. Note, valores do eixo y são distintos.....	116
Figura 39. Número de folhas em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias nas diferentes condições da DFF. Note eixo y, valores distintos.....	117

Figura 40. Área foliar em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. A = sombreamento intermediário (14% da DFF), B = sombreamento intenso (1,64% da DFF).....	118
Figura 41. Área foliar em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Note, eixo y, valores distintos.....	119
Figura 42. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca de raiz (RMR) em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas sob sombreamento intermediário (14% da DFF) com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	125
Figura 43. Razão de massa do caule (RMC), razão de massa foliar (RMF) e razão de massa da raiz (RMR) em plantas de <i>Canavalia</i> mantidas em sombreamento intenso (1,64% da DFF) com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	126
Figura 44. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> mantidas em condições de 44% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	128
Figura 45. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca de raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> mantidas em condições de 14% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	129
Figura 46. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> mantidas em condições de 1,64% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.....	130
Figura 47. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) em plantas de <i>Canavalia</i> no dia das medidas de trocas gasosas - 06/03/02. Os dados mostram a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento. A = radiação plena; B = 40% da DFF; C = 10% da DFF; D = 1,5% da DFF.....	131
Figura 48. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) em plantas de <i>Gouania</i> no dia das medidas de trocas gasosas - 06/03/02. Os dados mostram a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento. A = radiação plena; B = 40% da DFF; C = 10% da DFF; D = 1,5% da DFF.....	132
Figura 49. Curso diário da Assimilação do CO_2 (A), transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de <i>Canavalia</i> sob condições de radiação plena e 40% da DFF. Símbolos fechados: A e gs; símbolos abertos: E e Ci. Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.....	134
Figura 50. Curso diário da assimilação do CO_2 (A), transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de <i>Canavalia</i> sob condições de 10 e 1,5% da DFF. Símbolos fechados: A e gs; símbolos abertos: E e Ci. Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.....	135
Figura 51. Curso diário da assimilação do CO_2 (A) e transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de <i>Gouania</i> sob condições de radiação plena e 40% da DFF. Símbolos fechados: A e gs; símbolos abertos: E e Ci. Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.....	136
Figura 52. Curso diário da assimilação do CO_2 (A) e transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de <i>Gouania</i> sob condições de 10 e 1,5% da DFF. Símbolos fechados: A e gs; símbolos abertos: E e Ci. Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.....	137

Figura 53. Taxa de assimilação líquida do CO ₂ (A CO ₂) em função do aumento da densidade de fluxo de fótons em plantas de <i>Canavalia</i> sob condições de radiação plena (A - símbolos cheios) e 1,5% da DFF (B - símbolos vazios).....	139
Figura 54. Taxa de assimilação líquida do CO ₂ (A CO ₂) em função do aumento da densidade de fluxo de fótons em plantas de <i>Gouania</i> sob condições de radiação plena (A - símbolos cheios) e 1,5% da DFF (B - símbolos vazios).....	140
Figura 55. Eficiência do uso da água (EUA - $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) em plantas de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> mantidas nas diferentes condições da DFF. A = <i>Canavalia</i> na assimilação máxima; B = <i>Canavalia</i> na assimilação mínima; C = <i>Canavalia</i> no E máximo; D = <i>Canavalia</i> no E mínimo; E = <i>Gouania</i> na assimilação máxima; F = <i>Gouania</i> na assimilação mínima; G = <i>Gouania</i> no E máximo; H = <i>Gouania</i> no E mínimo.....	143
Figura 56. Curso diário do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) em plantas de <i>Canavalia</i> (A) e <i>Gouania</i> (B) mantidas em diferentes condições da irradiância relativa. Os números em porcentagem representam os níveis de sombreamento impostos, os dados são a média e o desvio padrão em 5 plantas/tratamento/espécie.....	145
Figura 57. Curso diário da extinção não fotoquímica (NPQ) em plantas de <i>Canavalia</i> (A) e <i>Gouania</i> (B) mantidas em diferentes condições da irradiância relativa. Os números em porcentagem representam os níveis de sombreamento impostos, os dados são a média e o desvio padrão em 5 plantas/tratamento/espécie.....	146
Figura 58. Dependência do rendimento quântico efetivo $\Delta F/F_m'$ sobre a radiação incidente em folhas de <i>Canavalia</i> mantidas em diferentes condições da DFF.....	149
Figura 59. Dependência do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) sobre a radiação incidente em folhas de <i>Gouania</i> mantidas em diferentes condições da DFF.....	149
Figura 60. Taxa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da radiação incidente em folhas de <i>Canavalia</i> mantidas em diferentes condições da DFF.....	150
Figura 61. Taxa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da radiação incidente em folhas de <i>Gouania</i> mantidas em diferentes condições da DFF.....	150
Figura 62. Propriedades espectrais em folhas de <i>Canavalia</i> mantidas em diferentes condições da DFF. Reflectância (linhas tracejadas), transmitância (linhas pontilhadas) e absorbância (linhas sólidas).....	152
Figura 63. Propriedades espectrais em folhas de <i>Gouania</i> mantidas em diferentes condições da DFF. Reflectância (linhas tracejadas), transmitância (linhas pontilhadas) e absorbância (linhas sólidas).....	153
Figura 64. Eficiência da absorção (razão entre a absorbância na faixa da radiação fotossinteticamente ativa e a unidade de biomassa em tecido fotossintético). As barras indicam o desvio padrão da média. A porcentagem acima do gráfico indica o percentual de sombreamento imposto. Resultados da análise fatorial mostrou interação significativa para luz x espécie. Letras minúsculas comparam os diferentes regimes de luz, letras maiúsculas comparam as espécies. Os dados foram transformados em arco-seno.....	157
Figura 65. Microscopia eletrônica de varredura mostrando detalhes da superfície de folha em <i>Canavalia</i> . A = face adaxial, radiação plena em aumento de 500x; B = face adaxial, 1,5% da DFF em aumento de 500x; C = estômatos na face abaxial em radiação plena sob aumento de 500x; D = estômatos na face abaxial em folhas mantidas nas condições de 10% da DFF sob aumento de 500x; E = estômatos na face abaxial em condições de radiação plena sob aumento de 1.300x; F = estômatos na face abaxial em condições de 1,5% da DFF sob aumento de 1.100x.....	159

Figura 66. Microscopia eletrônica de varredura mostrando detalhes da superfície de folha em *Gouania*. A = face adaxial, radiação plena em aumento de 100x; B = face adaxial, 1,5% da DFF em aumento de 500x; C = estômatos na face abaxial em radiação plena, aumento de 500x; D = estômatos na face abaxial em folhas mantidas nas condições de 1,5% da DFF, sob aumento de 500x; E = estômatos na face abaxial em condições de radiação plena sob aumento de 1.300x; F = estômatos na face abaxial em condições de 1,5% da DFF sob aumento de 1.100x.....160

Tabela 1. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e razão V/VE durante a realização dos experimentos. Tratamentos: 1= alto DFF e alto V/VE, 2= baixo DFF e alto V/VE, 3= baixo DFF e baixo V/VE, 4= muito baixo DFF e alto V/VE, 5= muito baixo DFF e baixo V/VE. O número entre parênteses abaixo dos tratamentos corresponde a porcentagem da radiação incidente.....18

Tabela 2. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período de outubro a abril de 2002. O número entre parênteses representa o desvio padrão.....34

Tabela 3. Diâmetro do caule (Φ = mm), comprimento do entrenó (ENTR = cm) e do pecíolo (PEC = cm) em plantas de *Canavalia*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% da DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% da DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% da DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....47

Tabela 4. Diâmetro do caule (Φ = mm), comprimento do entrenó (ENTR = cm) e pecíolo (PEC = cm) em plantas de *Gouania*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% da DFF e 0,37 V/VE.....48

Tabela 5. Matéria do caule (C), folhas (F), raiz (R), razão raiz /parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) em mg cm^{-1} para *Canavalia*, mantidas sob diferentes condições de densidade de fluxo de fótons (DFF) e razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% da DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% da DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....50

Tabela 6. Matéria seca de caule (C), folhas (F), raiz (R), razão raiz /parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) em mg cm^{-1} para *Gouania*, mantidas sob diferentes condições de densidade de fluxo de fótons (DFF) e da razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% da DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% da DFF e 0,37 V/VE.....52

Tabela 7. Área foliar específica (AFE), razão da área foliar (RAF) e razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Canavalia* mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão V/VE. Tratamentos (TRAT): 1 = alto PFD e alto V/VE; 2 = 9% da DFF e 1,10 V/VE; 3= 9% da DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5= 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....54

Tabela 8. Área foliar específica (AFE), razão da área foliar (RAF) e razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Gouania*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão V/VE. Tratamentos (TRAT): 1= alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3= 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....56

Tabela 9. Taxa de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Canavalia*, mantidas em diferentes condições da DFF e razão V/VE. Tratamentos: 1= alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....57

Tabela 10. Taxa de Assimilação Líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Canavalia*, mantidas em diferentes condições da DFF e razão V/VE. Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....58

Tabela 11. Taxa de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Gouania*, mantidas em diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Tratamentos: 1 = alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....59

Tabela 12. Taxa de Assimilação Líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Gouania*, mantidas em diferentes condições de DFF e da razão V/VE. Tratamentos: 1= alto DFF e alto V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE.....59

Tabela 13. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e densidade de fluxo de fótons (DFF) sobre <i>Canavalia</i> após 15 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	60
Tabela 14. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e densidade de fluxo de fótons (DFF) sobre <i>Canavalia</i> após 30 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	61
Tabela 15. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em <i>Canavalia</i> após 40 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	62
Tabela 16. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em <i>Canavalia</i> após 50 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	63
Tabela 17. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em <i>Gouania</i> após 15 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	64
Tabela 18. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em <i>Gouania</i> após 30 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	65
Tabela 19. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em <i>Gouania</i> após 45 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.....	66
Tabela 20. Diâmetro do caule em mm (Φ), comprimento do entrenó em cm (ENTR) e pecíolo em cm (PEC), massa seca do caule, folhas e raízes, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule em mg cm^{-1} (ROB) em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas nos tratamentos (TR) de clareira (C) e sub-bosque (S).....	83
Tabela 21. Diâmetro do caule em mm (Φ), comprimento do entrenó em cm (ENTR) e pecíolo em cm (PEC), massa seca do caule, folhas e raízes, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule em mg cm^{-1} (ROB) em plantas de <i>Gouania</i> , mantidas nos tratamentos (TR) de clareira (C) e sub-bosque (S).....	83
Tabela 22. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S).....	85
Tabela 23. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de <i>Gouania</i> , mantidas em condições de clareira(C) e sub-bosque (S).....	85
Tabela 24. Taxas de crescimento relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) e taxas de assimilação líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de <i>Canavalia</i> , mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S).....	86
Tabela 25. Taxas de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) e taxas de assimilação líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de <i>Gouania</i> , mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S).	87
Tabela 26. Razão V/VE em dias de céu claro no período da manhã, em clareira e sub-bosque, na Mata de Santa Genebra. O número entre parênteses = desvio padrão. C = clareira; S = sub-bosque.....	97
Tabela 27. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em condições de clareira (C) e sub-bosque (S) na Mata de Santa Genebra. FL = feixe de luz no sub-bosque. O número entre parênteses = desvio padrão.....	98

Tabela 28. Altura (cm), número de folhas (NF), entrenó (ENTR) e área foliar (AF) (cm ²), em plantas jovens de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> crescidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.....	98
Tabela 29. Massa seca (g) para caule (C), folhas (F) e raiz (R), razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) mg cm ⁻¹ nas plantas de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.....	99
Tabela 30. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas mantidas sob condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.....	100
Tabela 31. Taxa de crescimento relativo (TCR) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) em plantas submetidas às condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.....	100
Tabela 32. Massa seca do caule, folhas, raiz e massa seca total em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. R/PA= razão raiz/parte aérea; TCR= taxa de crescimento relativo (mg g ⁻¹ dia ⁻¹). As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	106
Tabela 33. Massa seca do caule, folhas e raiz, massa seca total e razão raiz/parte aérea(R/PA) em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção e cobertura de folhas primárias e cotilédones. TCR = taxa de crescimento relativo (mg.g ⁻¹ dia ⁻¹). As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	112
Tabela 34. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa seca total e taxa de crescimento relativo (TCR) em mg g ⁻¹ dia ⁻¹ em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob sombreamento intermediário (14%). R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	121
Tabela 35. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em mg g ⁻¹ dia ⁻¹ em plantas de <i>Canavalia</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob sombreamento intenso (1,64%). R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	122
Tabela 36. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em mg g ⁻¹ dia ⁻¹ em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 44% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	122
Tabela 37. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em mg g ⁻¹ dia ⁻¹ em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 14% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	123
Tabela 38. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em mg g ⁻¹ dia ⁻¹ em plantas de <i>Gouania</i> submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 1,64% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados entre os tratamentos (Tukey, 5%).....	123
Tabela 39. Assimilação máxima A _{máx} (μmol m ⁻² s ⁻¹), transpiração máxima E _{máx} (mmol m ⁻² s ⁻¹) e condutância estômática máxima g _{s máx} (mol m ⁻² s ⁻¹) em plantas de <i>Canavalia</i> (C) e <i>Gouania</i> (G) mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Resultados da ANOVA indicam interação significativa para A _{máx} (F = 13,92 ***) e para E _{máx} (F = 10,22 ***). Letras minúsculas comparam colunas, letras maiúsculas, fileiras para cada parâmetro avaliado (TUKEY 5%). Não houve interação significativa para os dados de g _s (F= 0,15).....	142

Tabela 40. Eficiência do uso da água na assimilação máxima em ($\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$) em plantas de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Resultados da análise fatorial indica interação altamente significativa ($F = 30,11^{***}$), letras minúsculas comparam colunas, letras maiúsculas, fileiras (TUKEY 5%).....	142
Tabela 41. Valores médios da fração de luz: reflectância, transmitância e absorbância na região fotossinteticamente ativa (400-700 nm) e na região do vermelho longo (700-750 nm) em folhas de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> mantidas em diferentes condições da densidade de fluxo de fótons. Valores na mesma coluna seguidos por letras iguais não diferem entre si a 5% (Tukey).....	154
Tabela 42. Teores de clorofila a, clorofila b, clorofila total, razão de clorofila a/b (razão a/b), carotenóides totais e razão carotenóides/clorofila total (carot/clorof) em plantas de <i>Canavalia</i> mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Letras comparam as médias entre os tratamentos (TUKEY 5%).....	155
Tabela 43. Teores de clorofila a, clorofila b, clorofila total, razão de clorofila a/b (razão a/b), carotenóides totais e razão carotenóides/clorofila total (carot/clorof) em plantas de <i>Gouania</i> mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Letras comparam as médias entre os tratamentos (TUKEY 5%).....	155
Tabela 44. Área foliar específica (AFE - cm^2g^{-1}) em folhas de <i>Canavalia</i> e <i>Gouania</i> mantidas nas diferentes condições da DFF. Letras comparam as linhas (Tukey, 5%).....	156

Lista de Abreviaturas

DFF.....	densidade de fluxo de fótons em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na faixa dos 400-700 nm.
V/VE.....	razão vermelho/vermelho extremo
RMF.....	razão de massa foliar
RMC.....	razão de massa do caule
RMR.....	razão de massa da raiz
R/PA.....	razão raiz/parte aérea
AFE.....	área foliar específica ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
RAF.....	razão de área foliar ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
TCR.....	taxa de crescimento relativo ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$)
TAL.....	taxa de assimilação líquida ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$)
ROB.....	robustez do caule (mg cm^{-2})
A_{CO_2}	taxa de assimilação líquida de CO_2 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
$A_{\text{máx}}$	taxa máxima de assimilação líquida de CO_2 alcançada no tratamento
g_s	condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
$g_{s\text{máx}}$	condutância estomática máxima alcançada no tratamento
E	taxa de transpiração ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
$E_{\text{máx}}$	taxa de transpiração máxima alcançada no tratamento
EUA.....	eficiência do uso da água ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
F_v/F_m	rendimento quântico potencial
$\Delta F/F_m'$	rendimento quântico efetivo
NPQ.....	extinção não fotoquímica
ETR.....	taxa de transporte de elétrons

RESUMO

Lianas são dominantes em clareiras naturais ou originadas por ação antrópica e tal distribuição nos dá indícios que esta forma de vida necessita de alta irradiância para o seu crescimento e desenvolvimento. Lianas enraízam-se no solo e usam outras plantas, especialmente árvores para o seu crescimento e ascensão ao dossel. Uma vez que iniciam seu crescimento no chão de uma floresta e então ascendem ao dossel, elas podem experimentar extremas diferenças na quantidade de radiação. No presente trabalho foram estudados alguns aspectos da influência da irradiância sobre o crescimento e atividade fotossintética em duas espécies de lianas, *Canavalia parviflora* Benth. (Fabaceae) e *Gouania virgata* Reissk (Rhamnaceae). Ambas são oriundas de uma floresta estacional semidecidual, no município de Campinas, SP. O objetivo geral foi avaliar a extensão da tolerância ao sombreamento bem como as limitações em alta densidade de fluxo de fótons, nas respostas de crescimento e atividade fotossintética nestas espécies. Em uma primeira etapa foram estudados os efeitos da redução da densidade de fluxo de fótons somada à redução da razão V/VE sobre o crescimento e a morfologia das lianas, tanto em condições controladas como em sombreamento natural. Depois o papel dos cotilédones e das folhas primárias sobre o crescimento inicial foram também avaliados, através de sua remoção, em diferentes condições de luminosidade. Finalmente a atividade fotossintética, medida por meio de trocas gasosas e emissão da fluorescência da clorofila foram estudadas nas espécies mantidas em diferentes condições de luminosidade.

Apesar da sua distribuição em locais de maior incidência luminosa, como bordas e clareiras, ambas as espécies conseguiram crescer sob baixa DFF (densidade de fluxo de fótons) e alterada qualidade espectral. *Canavalia*, mostrou-se sensível ao sombreamento com alteração da qualidade espectral, com um conjunto de respostas que incluíram redução da área foliar, do número de folhas, aumento do comprimento do pecíolo ao lado de reduções da área foliar

específica (AFE) e da razão de área foliar (RAF) quando as plantas sombreadas foram comparadas às plantas submetidas ao sombreamento neutro. A alocação de fotossintatos foi alterada: aumento da razão da massa do caule (RMC) e redução da razão de massa foliar (RMF) foi evidenciada em sombreamento com baixa razão V/VE. *Gouania* apresentou aumento significativo da altura, a qual foi acompanhada pelo aumento do comprimento do entrenó sob sombreamento com alteração da razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE), principalmente em 1,8% da DFF. Em *Gouania*, o padrão de direcionamento de fotossintatos para os diferentes órgãos foi pouco afetado pela alteração da qualidade espectral. De forma geral, *Canavalia* respondeu ao sombreamento natural com aumentos na AFE, na RAF e na RMF. *Gouania* mostrou decréscimos na RMF e com tendências para aumentos da RMC e manutenção da razão de massa da raiz (RMR). Em ambas as espécies, a taxa de crescimento relativo (TCR) foi determinada pelo seu componente fisiológico, a taxa de assimilação líquida (TAL). Em mais baixa densidade de fluxo de fótons, o crescimento de *Canavalia* foi alcançado através de ajustes morfológicos como pelo aumento da RAF, AFE e RMF. Em *Gouania* não foi encontrada uma relação entre TCR e RAF, bem como entre TCR e AFE. *Canavalia* exibiu crescimento compensatório quando apenas uma folha jovem foi removida, tanto em casa de vegetação, quanto em 14% da DFF, mostrando que esta espécie é capaz de arcar com eventos destrutivos mesmo em condições de DFF relativamente baixas. A remoção total dos cotilédones afetou adversamente o crescimento nesta espécie, apontando para a importância deste órgão no seu estabelecimento inicial. Em *Gouania* a tolerância a uma possível predação foi alta, uma vez que as espécies apresentaram 100% de sobrevivência em 40, 14 e 1,6% da DFF, mesmo com remoção total de cotilédones ou folhas primárias. Também a perda destes tecidos não afetou as taxas de crescimento e o padrão de alocação de fotossintatos, mesmo sob 1,6 % da DFF. O crescimento inicial lento ao lado de uma alta razão raiz/parte aérea (R/PA) no momento em que os cotilédones ou folhas primárias foram removidos, proporcionaram fonte de carbono para suportar o crescimento.

Ambas as espécies apresentaram as mais altas taxas fotossintéticas no início da manhã, quando a densidade de fluxo de fótons ainda não havia atingido o seu valor máximo do dia. Queda nos valores de assimilação próximo ao meio-dia foi detectada, devido ao fechamento dos estômatos. Esta resposta preveniu as plantas contra perda de água, uma vez que as taxas de transpiração acompanharam as quedas na assimilação e condutância estomática. *Canavalia* exibiu uma alta eficiência do uso da água refletindo um padrão de conservação de água, preferencialmente ao ganho de carbono em si. Em *Gouania* uma maior eficiência foi observada em condições de 1,5% da DFF. Ambas as espécies ajustaram-se fisiologicamente aos diferentes níveis de luz impostos. *Canavalia* apresentou decréscimos nos valores de assimilação máxima ($A_{\text{máx}}$), transpiração máxima ($E_{\text{máx}}$) e condutância estomática máxima ($g_{\text{smáx}}$) em paralelo à redução de fluxo de fótons. *Gouania* mostrou altas taxas fotossintéticas mesmo em 10% da DFF. Em condições de radiação plena, as espécies apresentaram saturação lumínica da fotossíntese em aproximadamente $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto que sob 1,5% as taxas de saturação lumínicas foram mais baixas. *Canavalia* exibiu pontos de compensação de luz mais baixos em radiação plena e mais altos em 1,5%, enquanto *Gouania* apresentou um padrão reverso.

Marcada redução do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) no horário do pico da irradiância, em condições de mais alta densidade luminosa, foi verificada em ambas as espécies. Depois do ocaso, as taxas do $\Delta F/F_m'$ foram recuperadas. A queda do $\Delta F/F_m'$ em radiação plena e em 40% da DFF foi acompanhada pelos aumentos da extinção não fotoquímica (NPQ). Sob condições de 1,5% da DFF, as espécies apresentaram valores pouco alterados do $\Delta F/F_m'$. Quando as plantas sombreadas foram submetidas a breves exposições à alta irradiância, elas exibiram um desempenho fotossintético reduzido, evidenciado pela queda mais acentuada do $\Delta F/F_m'$ e a baixa taxa de transporte de elétrons (ETR) em relação às plantas mantidas em 40 e 100% da DFF. A manutenção das plantas em diferentes níveis de luz acarretou em alterações das propriedades espectrais das folhas. Em *Canavalia*, o

sombreamento de 1,5% da DFF resultou em aumento significativo da absorbância com decréscimos na transmitância e reflectância. Em *Gouania* observou-se redução da reflectância em 1,5% da DFF. Apesar de *Gouania* não exibir pronunciadas alterações das suas propriedades espectrais em condições de sombreamento, esta espécie foi superior na eficiência da absorbância em relação à *Canavalia*. O aumento da eficiência da absorção nas espécies ocorreram em função dos aumentos na AFE nesta condições. Maior conteúdo de clorofila a, b e total foi observado nas plantas crescendo em condições de 10 e 1,5% da DFF, quando comparadas às plantas mantidas em radiação plena. Porém a razão da clorofila a/b não foi alterada em função da irradiância. As plantas mantidas em radiação plena exibiram um maior conteúdo de carotenóides totais por conteúdo de clorofila, evidenciando o papel protetor deste grupo de pigmentos contra o excesso de radiação.

Estas duas espécies de lianas são encontradas em locais de maior incidência luminosa, como na borda da Floresta, mas esta distribuição não implica que suas respostas fisiológicas relacionadas ao crescimento e atividade fotossintética seja típica de plantas heliófitas como as espécies de início de sucessão. De fato, os dados apresentados neste trabalho sugerem que estas plantas têm um comportamento fisiológico intermediário entre espécies heliófitas e aquele encontrado em plantas tolerantes ao sombreamento.

ABSTRACT

The lianas are copious in natural and man-made clearings and it appears that these forms of life require high irradiance for development and growth. Lianas are rooted in the soil and use other plants, especially trees as support. Since these plants begin their growth on the forest floor, then ascend to the canopy, they can experience extreme differences in radiation quantity and spectral quality. In the present study, the influence of photosynthetically active radiation (PAR) on some traits of growth and photosynthetic activities were evaluated in two liana species, *Canavalia parviflora* Benth. (Fabaceae) and *Gouania virgata* Reissk (Rhamnaceae). The species grew naturally in a fragment of a tropical semi-deciduous forest, located in Campinas, SP. Three aspects were taken into account. First, the effects of light quality and quantity on growth responses and morphology were examined in both controlled conditions and natural deep shade imposed by a closed canopy. In controlled conditions, the species were maintained under contrasting red/far-red ratios, characteristic of the open and shade forest understorey, but under the same PAR. After that, the role of cotyledons and primary leaves was verified. Experiments of removal of parts (cotyledons or primary leaves) were conducted under greenhouse conditions and under reduced irradiance. Finally, gas exchange, stomatal conductance and transpiration were measured in these species to investigate the constraints on these responses under high (full sunlight), medium (44% PAR), intermediate (10% PAR) and low irradiance (1,5% PAR). Alterations in chlorophyll fluorescence, changes in specific leaf area and pigment composition were also investigated.

In spite of their occurrence, both species were capable of exhibiting adaptations to a low irradiance and altered spectral quality. *Canavalia* was sensitive to shade with low red/far-red, with responses that included reductions in leaf area and leaf number, increases in petiole length, reductions in specific leaf area and leaf area ratio when compared with plants growing in neutral shade (i.e. shade without altered quality). Also, a shift in allocation to stem mass

over leaf mass was influenced by low red/far-red in *Canavalia*. *Gouania* showed significantly greater growth in height that was paralleled with increases in internode length under shade with low red/far-red at 1,8% of PAR, but patterns of allocation were not affected by altered spectral quality.

Under natural conditions (closed canopy and clearings), *Canavalia* responded to deep shade with characteristics that promoted increases in photosynthetic tissues in detriment to support tissues, for instance, increasing the specific leaf area, the leaf area ratio and the leaf mass ratio. On the other hand, *Gouania* showed decreases in the leaf mass ratio and no significant effect was observed in their root mass ratio for deep shade plants compared to clearing plants. In both species, relative growth ratio (RGR) under high light conditions was significantly correlated with their physiological component, the net assimilation rates. Under low PAR, *Canavalia* growth was achieved by morphological adjustments such as increases in leaf area ratio, specific leaf area and leaf mass ratio. In *Gouania* no relationship was observed between RGR and leaf area ratio as well as between RGR and specific leaf area.

A compensatory growth was evident in *Canavalia* when only one leaf was removed from this plant, in both greenhouse and 14% of full sunlight conditions, reflecting their capacity to cope with possible destructive events. The growth was adversely affected by total removal of cotyledons in these species, ascribing importance of the cotyledons for initial establishment. *Gouania* was notably tolerant to the removal of the cotyledons or primary leaves, as indicated by their high survival rate in 40, 14 e 1.6% PAR. In addition, the lost tissue did not affect the RGR and patterns of carbon allocation in *Gouania*, irrespective of light growth conditions. Features such as slow initial growth and high root/shoot area in this species probably provides carbon source for supporting growth.

Although the species are found in gaps and forest margins, the carbon uptake in *Canavalia* and *Gouania* was slightly limited by high irradiances and high temperatures. In both species the highest photosynthetic rates were attained during morning, when the PAR had

not reached its maximum values. After that, decreases in photosynthetic rates were detected, due to lower stomatal conductance. This response prevented large loss of water, as evidenced by reductions in transpiration rates. *Canavalia* exhibited a high ratio of leaf carbon gain to a leaf water loss, water use efficiency, reflecting patterns of water conservation rather than only carbon gain. In *Gouania*, higher water use efficiency was verified in 1.5% of PAR. Both species showed physiological acclimation to different light levels. *Canavalia* displayed pronounced responses, with decreases in maximum rates of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance that followed reductions in imposed irradiance. *Gouania* exhibited narrower responses, with high photosynthetic rates from full sunlight to 10% PAR. Plants growing under full sunlight showed light saturation of photosynthesis at *ca* 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, while under 1.5% of PAR the plants achieve their maximum rates of photosynthesis at lower irradiance. *Canavalia* exhibited a lower light compensation point in full sunlight and a higher one at 1.5% of PAR, while *Gouania* showed a reverse pattern.

Remarkable reductions in effective quantum yield ($\Delta F/F_m'$) of photosystem II was observed at midday in both species growing under either full sunlight or 44% PAR. After sunset, recovery of $\Delta F/F_m'$ took place for these plants. Large decreases in $\Delta F/F_m'$ were compensated by increases in non-photochemical quenching (NPQ) at midday. Decreases in $\Delta F/F_m'$ were less pronounced in plants growing under shade (1.5% PAR) than in plants growing under higher irradiances. Photosynthetic performance was reduced when shade plants were submitted to brief flashes of saturating light, as indicated by a sharper drop of $\Delta F/F_m'$ and lower values of photosynthetic electron transport rates (ETR). Growth light conditions resulted in alterations of the spectral proprieties of leaves. Plants of *Canavalia* growing at 1.5% PAR presented greater absorbance when compared with plants growing under higher irradiances that was accompanied with decreases in transmittance and reflectance, whereas for *Gouania* reductions in reflectance under 1.5% PAR were the only modification detected. Despite *Gouania* did not exhibit marked responses in their spectral properties, this species was

superior in the efficiency of absorption when compared with *Canavalia*. The increases in the efficiency of absorption occurred as a consequence of a higher specific leaf area, in both species. Increases in leaf chlorophyll a, b content and total chlorophyll content were significant for both species growing in the shade, but the chlorophyll a\b ratio was not altered. Greater content of total carotenoid per chlorophyll content was detected in plants under full sunlight, probably indicating its function for protection from excess light.

These two lianas species are found in places of high irradiance *e.g.* Forest edge, but this specific distribution does not imply typical physiological response to be similar to the high-light-demanding species. In fact, as shown in the present work, lianas share attributes of both high-light-demanding and shade tolerant species.

1. INTRODUÇÃO

Lianas (trepadeiras lenhosas) são conspícuas em florestas tropicais. Embora presente nas florestas temperadas, as lianas alcançam a sua maior diversidade e abundância nos trópicos, sendo a presença destas, considerada como a principal característica fisionômica que distingue as duas formações (Gentry, 1991). A alta diversidade nos trópicos é o resultado provável de vários eventos evolutivos independentes, tendo o hábito de ascender surgido ao longo do caminho evolutivo em diferentes taxa (Putz, 1984; Gentry, 1991). Lianas enraízam no solo e usam outras plantas, especialmente árvores, como suporte para o seu crescimento e ascensão ao dossel (Holbrook & Putz, 1996). Uma vez que iniciam sua vida no solo de uma floresta tropical e então ascendem ao dossel, este grupo de plantas pode experimentar, durante o seu crescimento, extremas diferenças na quantidade de radiação (DFF) como na qualidade espectral (V/VE) (Lee & Richards, 1991).

Luz em florestas tropicais, varia continuamente no tempo e no espaço. Esta variação é causada principalmente pela abertura do dossel, ocasionada por queda de árvores, ramos, ou mesmo folhas (Gandolfi, 2000). A formação de uma clareira proporciona uma variabilidade ambiental sendo relacionada principalmente com a quantidade de energia que atinge a superfície do solo e a maiores flutuações de temperatura. O ambiente de luz com a formação de clareiras é drasticamente alterado, podendo alcançar valores instantâneos de radiação entre 1500 a 2200 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons (Chazdon *et al.*, 1996; Kursar & Coley 1999). De modo oposto, no sub-bosque, as folhas do dossel funcionam como um filtro seletivo, refletindo e transmitindo pouco nos comprimentos de luz visível (400-700 nm) mas transmitindo muito em comprimentos de onda maiores que 700 nm. Como resultado, a luz no interior das florestas é fortemente esgotada nos comprimentos de onda da radiação fotossinteticamente ativa e é alta

na região do vermelho longo (Bazzaz, 1979). Mas, existe um grande espectro de tamanhos de clareiras, e dependendo da maneira como estas são formadas, as condições microclimáticas podem se assemelhar às condições encontradas no sub-bosque. Logo, o ambiente das florestas tropicais mostra contrastes espaciais em temperatura, déficit de pressão de vapor d'água e irradiância, que se formam horizontalmente ao longo de um contínuo entre clareira e sub-bosque e verticalmente, do chão da floresta ao topo do dossel (Chazdon *et al.*, 1996). Esta heterogeneidade opera também em escalas temporais. Mudanças sazonais e diurnas de irradiância que ocorrem nas grandes clareiras estão em função das posições do sol e dos padrões de cobertura de nuvens e precipitação (Raich, 1989; Lee, 1987), enquanto que no sub-bosque as alterações são devidas a fachos de luz de alta densidade que pontuam o chão da floresta em curto espaço de tempo (Chazdon, 1988; Chazdon & Percy, 1991; Chazdon *et al.*, 1996).

Luz tem sido considerada como o principal fator que influencia os processos de crescimento e sobrevivência de plantas de florestas tropicais (Denslow *et al.*, 1990; Chazdon *et al.*, 1996; Lee *et al.*, 1996; Souza & Válio, 2001). As perturbações ocasionadas por queda de árvores são consideradas fundamentais para o processo de sucessão (Denslow, 1987) que consiste na substituição de espécies arbóreas ao longo do tempo resultando em modificações no microclima da floresta (Lebrón, 1979). Tal substituição depende das características fisiológicas das espécies envolvidas e refletem compromissos entre altas taxas de crescimento em ambientes abertos e sobrevivência sob ambiente sombreado (Poulson & Platt, 1989; Lusk & Del Pozo, 2002).

Baseadas em suas características de história de vida, as espécies das florestas tropicais têm sido categorizadas em dois grupos: as que demandam luz ou de início de sucessão (pioneiras) e as tolerantes à sombra ou de sucessão tardia (não pioneiras) (Swaine & Whitmore, 1988; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). No primeiro grupo, as sementes germinam e as plantas sobrevivem somente em clareiras, enquanto que as plantas juvenis das

espécies tolerantes sobrevivem bem no ambiente sombreado do sub-bosque (Kitajima, 1996). Porém, existe um consenso de que estes padrões são simplistas e não revelam a complexidade das respostas ecofisiológicas encontradas, uma vez que as espécies apresentam uma ampla faixa em suas exigências de luz e tolerância à sombra, sugerindo uma variação interespecífica preferencialmente contínua, que disjunta (Augspurger, 1984a; Bazzaz & Pickett, 1980; Lee *et al.*, 1996; Souza & Válio, 2001). Mesmo assim, a utilização desta classificação tem se mostrado como uma importante ferramenta didática, sendo em muitos casos, o ponto de partida para vários estudos (Silvestrini, 2000).

De modo geral, as plantas quando mantidas na sombra apresentam uma série de características distintas, quando comparadas com as plantas crescidas sob o sol envolvendo mudanças desde a organização bioquímica à distribuição de fotoassimilados (Björkman, 1981). O aumento em extensão do caule e da distância dos entrenós, produção de folhas maiores e mais finas (aumento de área foliar específica- AFE), retenção dos fotossintatos na parte aérea em detrimento ao sistema radicular (diminuição da razão raiz/parte aérea- R/PA) e maior alocação aos tecidos fotossintéticos (maior razão de massa foliar- RMF) (Corré 1983; Fetcher *et al.*, 1983; Kwesiga & Grace, 1986; Lee, 1988; Lee *et al.*, 1996; Popma & Bongers, 1988; Thompson *et al.*, 1992a; Walters *et al.*, 1993a; Poorter, 1999; Fetene, 2001), são respostas que parecem ser um pré-requisito para o sucesso em um ambiente de baixa luz, onde as folhas teriam que ser capazes de capturar a luz disponível e convertê-la em energia química com a mais alta eficiência possível (Loach, 1970; Björkman, 1981; Osunkoya *et al.*, 1994). Por outro lado, outros estudos têm destacado que, a manutenção de folhas duráveis com cutícula espessa, caule com alto conteúdo de lignina e a presença de raízes bem desenvolvidas seriam determinantes na sobrevivência das plântulas no ambiente densamente sombreado das florestas tropicais (Walters *et al.*, 1993a; Kitajima 1994; Lusk & Del Pozo, 2002). Tais alterações garantiriam a alta defesa e alocação de armazenamento neste tipo de ambiente onde

o custo relativo de perda de carbono a herbívoros e patógenos é alta (Augspurger, 1984b; Coley, 1983; Coley & Kursar, 1996; Kitajima, 1994).

Baseando-se nos padrões de crescimento acima descritos, estudos comparativos têm mostrado que, as espécies de início de sucessão apresentariam, quando mantidas em ambiente sombreado, o conjunto de respostas morfo-fisiológicas que aumentariam a eficiência na captura de luz; tais respostas envolveriam aumento da área foliar específica, aumento da razão de área foliar bem como diminuição da razão raiz/parte aérea quando comparadas às espécies crescidas em alta densidade luminosa. Já as espécies tolerantes à sombra, apresentariam quando comparadas as espécies iniciais, características opostas, como diminuição da área foliar específica e aumento da razão raiz/parte aérea sob baixa densidade luminosa (Walters *et al.*, 1993a; Kitajima 1994; Osunkoya *et al.*, 1994; Walters & Reich, 1996; DeLucia *et al.*, 1998; Reich *et al.*, 1998).

A partir destes resultados, alguns autores têm destacado que a persistência, em prejuízo ao crescimento, seria fundamental para maior tolerância ao ambiente densamente sombreado (Kitajima, 1994, Walters *et al.*, 1993a; Walters & Reich, 2000). Outros acreditam que ambos, crescimento e persistência podem ser cruciais para a manutenção das espécies em florestas tropicais (Poorter, 1999). Mas uma visão emergente tem destacado que um contínuo de estratégias para a manutenção das plantas no sub-bosque, englobando características que promovem crescimento para algumas espécies ou sobrevivência a longo prazo para outras ou ainda características fisiológicas como a presença de alto conteúdo de carboidratos nas raízes para uma rápida exploração à abertura do dossel ou para reposição de perda de tecido, estaria abrangendo melhor o conceito de tolerância à sombra (DeLucia *et al.*, 1998; Longbrake & McCarthy, 2001; Lusk & Del Pozo, 2002).

Deste modo, outros fatores, que não apenas luz, podem interferir nos processos de estabelecimento e crescimento e conseqüentemente na sobrevivência das espécies tropicais. Dentre estes, a presença da serrapilheira por limitar os micro-sítios para emergência de

plântulas (Molofsky & Augspurger, 1992) e a ação de herbívoros e patógenos por limitar o crescimento também têm a sua importância (Kitajima, 1994; Walters & Reich, 2000). Em muitas espécies tropicais, os danos causados por herbívoros são maiores em folhas jovens quando comparados às folhas maduras (Coley & Kursar, 1996) e uma das maneiras pelas quais as plantas podem responder a este ataque pode ser por tolerância ou por crescimento compensatório (Gadd *et al.*, 2001; Válio, 2001). Tolerância seria a capacidade da planta em resistir e sobreviver ao dano, enquanto que o crescimento compensatório constitui-se no aumento do crescimento após a perda do tecido causada por herbívoros ou outros eventos destrutivos, tais como danos causados às plantas por queda de ramos de árvores, seca ou fogo (Gadd *et al.*, 2001; Válio, 2001). Estes eventos destrutivos poderiam liberar as gemas laterais da inibição correlativa ou dominância apical (Válio, 2001). Respostas de crescimento compensatório já foram registradas em herbáceas (Meyer, 1998; Paige, 1999), arbustos (Oba, 1994) e em algumas arbóreas (Honkanen *et al.*, 1994; Dangerfield & Modukanele, 1996; Gadd *et al.*, 2001; Válio, 2001). No entanto, tais respostas podem depender do tipo e extensão da herbivoria e ainda dos recursos disponíveis no ambiente e/ou na própria planta afetada (Armstrong & Westoby, 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994; Bonfil, 1998).

As alterações morfológicas ocasionadas pelo sombreamento ou pela alta densidade de fluxo de fótons podem refletir nos padrões de assimilação do CO₂. O crescimento de plantas em ambiente densamente sombreado das florestas tropicais acarreta em limitações na atividade fotossintética, que são distintas das limitações encontradas em condições de clareira. Na primeira situação, o ganho de carbono dependerá de uma série de características no aparelho fotossintético que maximizem a quantidade de luz absorvida e o rendimento quântico para absorção do CO₂ e, ao mesmo tempo minimize as perdas respiratórias (Chazdon *et al.*, 1996; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). Para tal, as folhas deveriam apresentar alterações na sua espessura, maior concentração de clorofila por unidade de massa e maior proporção de clorofila *b* em relação à clorofila *a* (Björkman, 1981; Evans & Poorter, 2001). Alterações na

estrutura anatômica bem como no conteúdo de clorofila também afetam as propriedades ópticas das folhas (Lee *et al.*, 1990; Vogelmann, 1993), um aspecto pouco investigado e considerado crucial para plantas que habitam o sub-bosque de florestas tropicais (Lee & Graham, 1986). Embora alguns trabalhos não revelem diferenças marcantes das propriedades ópticas entre espécies de sol e sombra ou entre uma espécie particular submetida a diferentes regimes de luminosidade (Langenheim *et al.*, 1984; McKiernan and Baker, 1991; Lee & Graham, 1986; Knapp & Carter, 1998; Cao, 2000), outros têm destacado que as espécies tolerantes ao sombreamento apresentam maior eficiência na absorbância, expressa em termos da porcentagem da radiação fotossinteticamente ativa absorvida por unidade de biomassa de tecido fotossintético, quando crescidas em condições densamente sombreadas (Poorter *et al.*, 1995).

Por outro lado, plantas que ocupam ambientes mais abertos como clareiras e bordas, enfrentam além da alta densidade de fluxo de fótons, maiores temperaturas e maiores déficits de pressão de vapor d'água que somados, podem desfavoravelmente interagir para a manutenção de altas taxas fotossintéticas (Björkman, 1981). Tem sido sugerido que o aumento na reflectância poderia ser benéfico para as folhas que ocupam este tipo de ambiente, pois isto reduziria a sobrecarga de calor incidente sobre as mesmas e conseqüentemente reduziria o custo transpiracional (Poorter *et al.*, 1995). A fim de reduzir a perda de água, algumas plantas mostram marcada redução da abertura estomática na hora mais quente do dia. Tal fenômeno amplamente conhecido como depressão do meio dia (Lüttge, 1997), é muito comum entre árvores e arbustos de regiões áridas (Tenhunen *et al.*, 1980; 1984), em espécies de clima temperado (Chaves *et al.*, 1987; Bell *et al.*, 1988; Carter *et al.*, 1989; Fay & Knapp, 1993) bem como em espécies de clima tropical (Muraoka *et al.*, 2000; Franco & Lüttge, 2002).

Considerando as limitações impostas pelo ambiente das florestas tropicais sobre atividade fotossintética, vários trabalhos têm procurado investigar como as espécies de diferentes guildas sucessionais respondem aos diferentes regime de luz que lhe são impostos.

Tais estudos indicam que as plantas de início de sucessão apresentam altas taxas fotossintéticas e maiores condutâncias estomáticas quando crescidas em ambientes com alta densidade luminosa, mas exibem pronunciada redução destes parâmetros quando submetidas à ambiente sombreado. Já as plantas de sucessão tardia tendem a exibir taxas fotossintéticas mais baixas mesmo quando crescidas em ambiente de alta densidade luminosa, portanto exibem menores diferenças entre assimilação máxima em alta e baixa luz (Bazzaz & Carlson, 1982; Langenheim *et al.*, 1984; Ramos & Grace, 1990; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991; Chazdon, 1992; Poorter & Oberbauer 1993; Chazdon *et al.*, 1996; Ellis *et al.*, 1999), conduzindo à idéia de que as espécies iniciais teriam maior capacidade de se aclimatar fotossinteticamente ao aumento da densidade luminosa, quando comparadas às espécies consideradas tolerantes ao sombreamento ou tardias (Björkman, 1981; Bazzaz & Carlson, 1982; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991; Zots & Winter, 1996).

Porém, estudos comparativos com plântulas arbóreas tropicais representando espécies de vários estádios sucessionais, não sustentam a noção de que as espécies pioneiras apresentam maior plasticidade quando comparadas às espécies de sucessão tardia (Walters & Field, 1987; Turnbull, 1991; Ellis *et al.*, 1999; Silvestrini, 2000) e ainda algumas espécies consideradas tolerantes ao sombreamento exibem marcada resposta fotossintética ao aumento da densidade luminosa (Walters & Field, 1987; Sims & Percy, 1989). Tais resultados contrastantes reforçam a necessidade de mais trabalhos voltados para a influência da luz sobre o crescimento e atividade fotossintética de plantas tropicais. Recentemente, pesquisadores têm apontado para o valor de trabalhos ecofisiológicos não apenas entre as espécies arbóreas pertencentes à dicotomia pioneira-não pioneira ou de sucessão tardia, mas ressaltam o mérito de se ampliar o conhecimento em grupos de espécies mais estreitos pertencentes à mesma guilda (Ashton & Berlyn, 1992; Montgomery & Chazdon 2002, Lusk & Del Pozo, 2002) ou de espécies que pertençam à outras formas de vida, como as lianas em particular (Ellison *et al.*, 1993; Avalos & Mulkey, 1999).

Recentemente, as lianas têm sido o foco de atenção de vários pesquisadores. O interesse crescente surge pelo papel fundamental que estas exercem na dinâmica das clareiras (Schnitzer & Bongers, 2002). Lianas diminuem o crescimento das suas árvores hospedeiras (Putz, 1984; Stevens, 1987). Onde são abundantes, o tradicional processo de sucessão das espécies arbóreas pode ser alterado para uma via alternativa, na qual as clareiras dominadas por lianas permanecem com o dossel baixo por vários anos afetando o crescimento de espécies arbóreas mais tolerantes ao sombreamento (Putz, 1984; Schnitzer *et al.*, 2000). Por outro lado, as lianas aumentam a taxa de produção da serrapilheira (Gentry, 1983) e são também importantes para os animais, servindo como fonte alimentar e como componente estrutural do habitat (Gentry, 1991). O padrão fenológico complementar ao das árvores resulta em constante suprimento de néctar, pólen e frutos durante todo ano (Morelatto & Leitão-Filho, 1996). Além disto, as lianas contribuem para a evapotranspiração de florestas sazonais bem como para o aumento do seqüestro de carbono (Restom & Nepstad, 2001; Schnitzer & Bongers, 2002).

A despeito da importância relacionada, o conhecimento da ecologia das lianas está bem aquém das outras plantas vasculares (Putz & Mooney, 1991; Schnitzer & Bongers, 2002). Parte desta carência se deve a problemas de identificação entre indivíduos oriundos de reprodução vegetativa ou oriundos de sementes, incertezas taxônomicas e ainda dificuldade na visualização e acesso ao dossel (Avalos & Mulkey, 1999; Schnitzer & Bongers, 2002).

A sua peculiar forma de crescimento reflete sua fisiologia. Quando comparadas a outras formas de vida como árvores e arbustos, as lianas apresentam maior alocação de recursos para as folhas e menor para o caule, longos entrenós e menor estabilidade estrutural (Teramura *et al.*, 1991; Caballé, 1993). Tal redução de fotossintatos aos tecidos de suporte reflete-se sobre suas folhas. Recentemente, Kazda & Salzer (2000), encontraram maior área foliar específica (área foliar por unidade de massa) e maior conteúdo de nitrogênio em folhas de lianas em relação às folhas das suas árvores hospedeiras. Deste modo, as diferenças no padrão de alocação explicam, em parte, as rápidas taxas de crescimento (Richards, 1952); os

recursos que, em árvores são alocados para o crescimento em diâmetro do caule, são disponíveis para o crescimento em extensão nas lianas e para maior alocação de nitrogênio por unidade de massa foliar (Castellanos *et al.*, 1989; Putz, 1990; Kazda & Salzer, 2000). Assim a atividade fisiológica pode ser direcionada para produção de folhas, crescimento da raiz e reprodução vegetativa (Castellanos *et al.*, 1989; Putz, 1990; Avalos & Mulkey, 1999).

Muitas lianas demandam luz e crescem melhor em clareiras naturais ou oriundas de ação antrópica, (Putz, 1984). Tal padrão de distribuição nos dá indícios de que estas plantas necessitam de alta irradiância para o seu estabelecimento e desenvolvimento (Lüttge, 1997). O fato de que lianas requerem altos níveis de luz, encontrados nas clareiras ou em locais perturbados para sua colonização, similar as exigências de estabelecimento de espécies arbóreas de início de sucessão, tem levado alguns pesquisadores a classificá-las como espécies pioneiras dependentes de clareira (DeWalt *et al.*, 2000). De fato, lianas apresentam características fisiológicas que as tornam competitivas nestes ambientes. Altas taxas fotossintéticas bem como um adequado balanço na eficiência do uso da água (relação entre absorção líquida de CO₂ e a quantidade de água perdida por transpiração) foram verificados principalmente em lianas de clima temperado mantidas em alta densidade luminosa e grande déficit de pressão de vapor d'água (Forseth & Teramura, 1987; Bell *et al.*, 1988; Carter *et al.*, 1989). Ao lado disto, estudos comparativos de crescimento sob diferentes regimes de luminosidade mostraram para diferentes espécies de lianas, aumento significativo em extensão do caule, alta produção de folhas, maior razão de massa foliar e maior razão raiz/parte aérea quando comparados a lianas crescendo em baixa densidade luminosa (Lee, 1988; Baars & Kelly, 1996; Avalos & Mulkey, 1999; Sanches & Válio, 2002b).

Contudo, as lianas apresentam uma ampla faixa de tolerância à sombra (Putz, 1984; Putz & Chai, 1987; Campbell & Newbery, 1993; Baars & Keely, 1996; Sanches & Válio, 2002a). Algumas apresentam sementes que são capazes de germinar no sub-bosque e muitas são capazes de sobreviver neste ambiente como plantas eretas que se auto-sustentam

(Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1984; Carter & Teramura, 1988; Hegarty & Caballé, 1991; Collins & Wein, 1993; Sanches & Válio, 2002b). Ao relacionarem atividade fotossintética com mecanismos de ascensão em 3 espécies exóticas e 5 espécies nativas de lianas de uma floresta temperada, Carter & Teramura (1988) verificaram que *Pueraria lobata*, uma planta com caule volúvel apresentou ponto de compensação de luz em $43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ enquanto que, *Parthenocissus quinquefolia*, uma liana que forma gavinhas mostrou pontos de compensação mais baixos em torno de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para os autores a adaptação fisiológica a ambientes de baixa luminosidade foi maior em lianas com gavinhas, enquanto que as plantas com caule volúvel seriam melhor adaptadas a ambientes de alta irradiância, devido às diferenças no ponto de compensação lumínica destas espécies. Portanto, estudos em habitats contrastantes são necessários para um melhor entendimento de uma possível relação entre fisiologia das lianas e os mecanismos de ascensão (Carter & Teramura 1988; Avalos & Mulkey, 1999).

Mas, a predominância de várias espécies de lianas em grandes clareiras pode ser prejudicial a estas, uma vez que a sobreposição da alta intensidade luminosa com altas temperaturas pode predispor as plantas à fotoinibição da fotossíntese (Powles, 1984; Mulkey & Pearcy, 1992). A fotoinibição desenvolve-se quando a capacidade do aparelho fotossintético em utilizar a energia de excitação, que é interceptada nos centros de reação, é limitada ou reduzida (Demmig-Adams & Adams, 1992; Long *et al.*, 1994; de Mattos *et al.*, 1997) sendo agravada quando o estômato se fecha (Lüttge, 1997). Então, o excesso de energia pode causar danos aos centros de reação do fotossistema II, diminuindo assim a eficiência fotoquímica, dada pela redução da razão entre mol de CO_2 fixado ou mol de O_2 liberado por mol de fótons absorvido (Powles, 1984). Uma vez que a fotoinibição tem sido correlacionada com a diminuição da eficiência fotoquímica (He *et al.*, 1996), vários pesquisadores têm investigado a performance fotossintética de diferentes espécies através das medidas da emissão da fluorescência da clorofila. Tais medidas indicam queda nos valores da razão entre

fluorescência variável e fluorescência máxima (F_v/F_m) tanto em folhas adaptadas à sombra, que são subitamente expostas à alta irradiação (Langenheim *et al.*, 1984; Kamaluddin & Grace, 1992; Lovelock *et al.*, 1994), quanto em folhas sempre expostas a condições de alta irradiância (Castro *et al.*, 1995; Franco *et al.*, 1996; Feng *et al.*, 2002).

Porém em muitos casos a redução da razão F_v/F_m é reversível, sendo a eficiência fotoquímica recuperada antes do amanhecer ou ao final do dia (Franco *et al.*, 1996; Franco & Lüttge, 2002). Estudos comparativos têm revelado que as espécies diferem amplamente em sua capacidade de recuperação da fotonibição. Como demonstrado por Lovelock *et al.*, (1994) e Krause *et al.*, (2001), tal capacidade parece estar correlacionada ao estado sucessional, com espécies pioneiras recuperando-se mais rapidamente quando comparadas às espécies tardias. Muitas plantas ajustam-se a mudanças prevaletentes na irradiância, otimizando e preservando o funcionamento do aparelho fotossintético por meio de um preciso balanço entre o uso de luz absorvida pela fotossíntese e a dissipação do excesso potencialmente danoso (Franco & Lüttge, 2002). Assim, não necessariamente a queda nos valores da razão F_v/F_m significam foto-dano, mas podem indicar aumento da dissipação da energia térmica, a qual protege o aparelho fotossintético da super excitação (Demmig-Adams & Adams, 1992a; de Mattos *et al.*, 1999). A dissipação do excesso de luz por calor é avaliada através do aumento da extinção não fotoquímica ("NPQ") como verificada em *Amonum villosum*, uma herbácea perene presente no sub-bosque de florestas tropicais (Feng *et al.*, 2002), em algumas arbóreas do cerrado (Franco & Lüttge, 2002) e também em algumas espécies do gênero *Clusia* (Franco *et al.*, 1999; de Mattos *et al.*, 1999). Ao lado da extinção não fotoquímica, alterações no conteúdo de carotenóides, mudanças na orientação e na morfologia foliar, são características que podem contribuir como mecanismos de proteção ao excesso de energia luminosa (Chiarello *et al.*, 1987; Young, 1991; Demmig-Adams & Adams, 1992a; Rosevear *et al.*, 2001; Feng *et al.*, 2002).

Considerando a importância das lianas para florestas tropicais como componente estrutural, como fonte de recursos para animais na estação seca e ainda como forte indicador de perturbação, onde a sua abundância pode comprometer a sucessão da floresta, tornam-se imprescindíveis estudos sobre a auto-ecologia destas espécies. As florestas semidecíduas do Estado de São Paulo ficaram reduzidas a pequenos fragmentos, o que contribuiu ainda mais para o aumento da sua abundância. Particularmente, na Reserva da Santa Genebra, o número de espécies de lianas é bastante elevado (aproximadamente 136 espécies) e muitas delas têm características de dominância sobre outras formas de vida, ocupando totalmente a copa das árvores, exercendo assim uma sobrecarga considerável de peso, sendo possivelmente responsáveis pela queda das mesmas (Leitão-Filho, 1995). Alguns trabalhos realizados com lianas tratam de levantamentos florísticos e fenológicos tanto em florestas semidecíduas (Morellato & Leitão-Filho 1996; Rezende, 1997; Hora & Soares, 2002) quanto em floresta atlântica (Kim, 1996) e floresta brejosa (Spina *et al.*, 2001).

Poucos são os estudos que tratam do crescimento e da atividade fotossintética destas espécies. Na Índia, Lee (1988) desenvolveu um filme com uma combinação de pigmentos que reduz a razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE) da radiação, concomitante à redução da densidade de fluxo de fótons fotossintéticos. O autor estudou o crescimento de 3 lianas jovens da família das leguminosas que foram mantidas em radiação plena e em sombreamento com baixa e alta razão V/VE. As plantas tratadas com alta razão V/VE distinguiram-se daquelas tratadas com baixa razão em relação ao acúmulo de biomassa, razão entre a massa do caule e comprimento, tamanho e massa específica da folha, comprimento do entrenó e razão de clorofila a/b. Para Lee *et al.*, (1996), pesquisas futuras sobre os efeitos de sombreamento no desenvolvimento e ecologia de plântulas, devem considerar a influência das mudanças na qualidade espectral sob a sombra do dossel. É conhecido que o sombreamento natural apresenta diferentes efeitos sobre o desenvolvimento das plantas. Mudanças na quantidade da luz afetam o crescimento das plantas, enquanto que alterações na composição espectral

principalmente na região do vermelho, são conhecidas por alterar a morfologia (Ballaré *et al.*, 1991; Lee *et al.*, 1996).

Dada a importância das lianas e à escassez de dados sobre sua ecofisiologia, este trabalho investigou as respostas de crescimento e a atividade fotossintética sob diferentes regimes de luminosidade em duas espécies de lianas de comum ocorrência em uma floresta estacional semidecidual do município de Campinas-SP.

Em uma primeira etapa do trabalho verificamos sob condições controladas e sob o sombreamento natural o papel da redução da densidade de fluxo de fótons concomitante à redução na razão vermelho/vermelho-extremo, sobre as respostas morfológicas e de crescimento. As perguntas levantadas nesta primeira fase foram: 1) a redução da quantidade da luz somada à alteração da qualidade afetam o crescimento e a morfologia das plantas? 2) existe uma intensidade de radiação mínima que seja necessária para que as plantas respondam morfollogicamente a baixas razões de V/VE? Considerando que a sobrevivência de plântulas no sub-bosque pode ser limitada pela ação de herbívoros e/ou outros eventos destrutivos, em uma segunda etapa avaliamos o impacto da remoção de cotilédones e folhas primárias sobre o crescimento inicial das espécies sob alta e baixa irradiância. Finalmente em uma terceira etapa determinamos quais as limitações impostas à atividade fotossintética nas espécies de lianas mantidas em diferentes regimes de luminosidade através das medidas de assimilação de carbono, emissão da fluorescência da clorofila, conteúdo de clorofila e carotenóides, bem como através das medidas das propriedades ópticas.

Para responder a tais questões as espécies selecionadas foram *Canavalia parviflora* Benth. (Fabaceae) e *Gouania virgata* Reissk (Rhamnaceae). A escolha deveu-se a características contrastantes, como tamanho de semente, tipo de cotilédone e modo de ascender. A primeira apresenta frutos secos que são dispersos por autocoria (Pijl, 1982). A massa fresca das suas sementes foi avaliada em 718 mg e a plântula segundo uma classificação adotada por Garwood (1996), apresenta morfologia epígea fanerocotiledonar de reserva. Estratégia utilizada

como modo de ascensão é a formação de caule volúvel. A segunda exhibe frutos indeiscentes que são dispersos pelo vento, a plântula exhibe morfologia epígea fanerocotiledonar foliácea. A massa fresca das sementes é de aproximadamente 1,77 mg (Sanches, 1997). Gavinhas são usadas como modo de ascensão.

Ambas as espécies ocorrem em locais de maior incidência luminosa, principalmente na borda da floresta. Porém cada uma destas duas espécies são encontradas em posições diferentes da borda, sendo a *Canavalia parviflora* mais freqüente na face oeste da Mata de Santa Genebra, enquanto a *Gouania virgata* ocorre preferencialmente na face leste. Plantas jovens de *Gouania virgata* são também encontradas em ambientes mais sombreados (observação pessoal). No decorrer do trabalho, as espécies serão designadas apenas pelo nome genérico.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar a extensão da tolerância ao sombreamento e as limitações em alta densidade de fluxo de fótons, nas diversas respostas de crescimento e atividade fotossintética em duas espécies de lianas de uma Floresta Estacional Semidecidual.

2.2 Objetivos específicos

- avaliar o efeito da redução da densidade de fluxo de fótons somada à redução da razão V/VE sobre o crescimento e a morfologia das lianas;
- verificar se existe uma intensidade de radiação mínima necessária para que as plantas respondam morfológicamente à redução da razão V/VE ;
- investigar quais os fatores que determinam as taxas de crescimento;
- estudar o papel dos cotilédones e folhas primárias sobre o crescimento inicial das lianas em alta e baixa irradiância;
- averiguar as limitações impostas à atividade fotossintética em diferentes regimes de luz.

3. MATERIAIS e MÉTODOS

Efeito Dos Diferentes Níveis de Sombreamento Sobre O Desenvolvimento Inicial Das Plântulas

3.1 Crescimento sob diferentes condições de DFF e de razão V/VE

3.1.1 Obtenção das Plantas

Os frutos de *Canavalia* e *Gouania* foram coletados na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas- SP. No mínimo 5 indivíduos foram utilizados para coleta e esforço foi feito para se coletar o maior número de frutos possível. Seguida a coleta, os frutos foram trazidos ao laboratório para limpeza e posterior armazenagem em geladeira. As plântulas foram obtidas a partir de sementes germinadas em placas de Petri, forradas com papel de filtro e umedecidas com água destilada. As placas foram mantidas em câmaras sob luz branca constante a 25°C. Escarificação mecânica, com o auxílio de uma lixa, foi utilizada para *Canavalia* e para as sementes de *Gouania* foi feita escarificação química. Neste caso, sementes foram imersas em ácido sulfúrico concentrado por 10 minutos e após este período foram lavadas em água corrente seguida de lavagem em água destilada. Depois da germinação, as plântulas foram semeadas em vasos de 0,7L contendo solo da mata e areia numa proporção de 2:1. Estes vasos foram mantidos em casa de vegetação para o estabelecimento inicial das plântulas. Foi semeada uma semente de *Canavalia* por vaso e em média três sementes de *Gouania* por vaso e decorrido o período inicial do estabelecimento, um desbaste foi feito, deixando-se apenas uma plântula por vaso.

3.1.2 Condições Experimentais

As plântulas estabelecidas em casa de vegetação foram transferidas para uma área aberta, em condições naturais, no campus da UNICAMP. As plântulas foram distribuídas ao acaso, em bancadas de ferro, constituindo cinco tratamentos com variações na densidade de

fluxo de fótons (DFF) e na qualidade espectral (variação da razão do vermelho/vermelho extremo - V/VE). Para diminuição do fluxo de fótons foram utilizadas diferentes camadas de sombrite e para alteração da qualidade espectral, foi utilizado um filtro especial cuja pigmentação absorve luz vermelha (tecido de coloração roxa) . As características de absorção do filtro utilizado podem ser vistos no apêndice. O sombrite foi sustentado por armação de ferro, a um metro de altura do tampo da bancada. Foi definido como sombreamento neutro, aquele onde as plantas foram mantidas sob telas de sombrite que reduzem a intensidade sem alterar o espectro, enquanto que sombreamento com alteração da qualidade espectral é aquele onde as plantas cresceram sob reduzida intensidade e reduzida razão V/VE.

Para avaliação das respostas morfológicas e de crescimento das plantas, à redução do fluxo de fótons concomitante à alteração da razão V/VE o seguinte desenho experimental foi montado, dispondo as plantas nas seguintes condições:

- alta DFF alto V/VE (controle) - tratamento 1
- baixa DFF e alto V/VE - tratamento 2
- baixa DFF e baixo V/VE - tratamento 3
- muito baixa DFF e alto V/VE - tratamento 4
- muito baixa DFF e baixo V/VE - tratamento 5

Não foi possível estabelecer um tratamento com alta DFF e baixo V/VE devido ao corte da densidade luminosa ocasionada pelo filtro. Um termômetro de máxima e mínima foi instalado em cada uma das bancadas. A variação da temperatura máxima e mínima, no período do experimento foi do tratamento 1 ao tratamento 5, respectivamente de: 34,8 ($\pm 1,70$) a 14,2 ($\pm 1,70$); 33,5 ($\pm 2,51$) a 13,8 ($\pm 0,50$); 35,8 ($\pm 1,70$) a 14,8 ($\pm 0,50$); 33,5 ($\pm 1,50$) a 14,00 ($\pm 1,41$); 35,5 ($\pm 1,00$) a 13,6 ($\pm 0,57$). As medidas da radiação fotossinteticamente ativa e da razão V/VE, foram obtidas no decorrer do experimento em dias de céu claro, sempre perto do meio-dia, com um sensor de radiação linear (line quantum sensor) LI 191 SA acoplado a um

Datalogger LI 1000 e com um sensor de radiação V/VE (650/730nm) da Skye Instruments, respectivamente. Os dados médios da DFF e da razão V/VE obtidos a partir de medidas em três dias diferentes são mostradas na Tabela 1. A porcentagem da radiação incidente em cada tratamento foi calculada a partir da radiação em pleno sol, a qual chegou atingir durante os meses de outubro a novembro uma média de $1.881 \pm 106 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tabela 1. Média da densidade de fluxo de fótons (DFF) ($\pm$ DP) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e razão V/VE durante a realização dos experimentos. Tratamentos: 1 = alta DFF e alto V/VE, 2 = baixa DFF e alto V/VE, 3 = baixa DFF e baixo V/VE, 4 = muito baixa DFF e alto V/VE, 5 = muito baixa DFF e baixo V/VE. A porcentagem da radiação incidente, em relação ao total (%DFF) também é mostrada.

	TRATAMENTOS				
	1	2	3	4	5
DFF	$837,0 \pm 35,9$	$166,0 \pm 36,0$	$174,0 \pm 15,3$	$33,2 \pm 2,2$	$35,0 \pm 17,0$
% DFF	(44)	(8,8)	(9,2)	(1,7)	(1,8)
V/VE	1,10	1,10	$0,37 \pm 0,02$	1,10	$0,37 \pm 0,02$

Os dados da radiação fotossinteticamente ativa obtidos nos tratamentos correspondem respectivamente a valores próximos encontrados em clareira média ou grande (tratamento 1), clareira pequena (tratamentos 2 e 3) e sub-bosque (tratamentos 4 e 5) (Gandolfi, 2000).

3.1.3 Avaliação do Crescimento

As plantas foram mantidas nos tratamentos citados acima por um período de 0 a 50 dias para *Canavalia* e de 0 a 60 dias para *Gouania*. Foi considerado dia zero, o dia de transferência para as condições experimentais e neste dia as plantas apresentavam os cotilédones e o primeiro par de folhas primárias expandidas com idade de cinco e quinze dias para *Canavalia* e *Gouania* respectivamente. No dia zero as plantas foram caracterizadas quanto à altura, número de folhas presentes, área foliar e matéria seca da parte aérea e raiz. Para cada uma das espécies em estudo foram usadas 60 plantas por tratamento. Para *Canavalia* o experimento teve início no dia 18/10/99 e para *Gouania* no dia 19/10/99. As coletas foram feitas após 15, 30, 40 e 50 dias para *Canavalia* e no caso de *Gouania* após 15,

30, 45 e 60 dias. A cada período, 15 plantas de cada tratamento foram sorteadas e as seguintes medidas, registradas: altura, número de folhas, comprimento de um entrenó e pecíolo selecionado, área foliar total e matéria seca da parte aérea e raiz. A partir destes dados os seguintes parâmetros foram calculados: área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e razão de área foliar (RAF), razão da massa do caule (RMC), razão da massa da raiz (RMR), razão raiz /parte aérea (R/PA), robustez do caule (ROB), taxa de crescimento relativo (TCR) e taxa de assimilação líquida (TAL).

3.1.4 Altura, número de folhas, diâmetro do caule, distância do entrenó, comprimento do pecíolo e área foliar

A altura foi medida do colo da planta até o seu ápice com auxílio de régua milimetrada. O número de folhas presentes também foi registrado e o diâmetro do caule, medido acima dos cotilédones, foi determinado com uso de um paquímetro. Em seguida, foi escolhido um entrenó para determinação do seu comprimento e uma folha para determinação do comprimento do pecíolo. Em *Canavalia* e *Gouania*, aos 15 dias foi medido o primeiro entrenó formado e a folha logo acima; aos 30 dias foi medido o segundo entrenó e a folha acima. Em *Canavalia*, aos 40 e 50 dias, foi medido o terceiro entrenó e a 4ª folha. Em *Gouania*, aos 45 dias foi medido o 4º entrenó e a 5ª folha e aos 60 dias, o 5º entrenó e 6ª folha. Após a determinação da altura, número de folhas, comprimento do entrenó e pecíolo, as folhas foram coletadas para determinação da área foliar. No caso de *Canavalia*, a área foi determinada em um medidor de área foliar da LICOR LI-3100. Devido ao tamanho diminuto, em *Gouania*, a área foliar foi obtida a partir de imagens geradas em "scanner", sendo o tamanho destas imagens posteriormente calculado pelo programa de área foliar desenvolvido por Carlos Bravo (Caldas *et al.*, 1992). Folhas cotiledonares não foram utilizadas para as medidas de área foliar.

3.1.5 Matéria Seca, Razão Raiz/Parte Aérea e Robustez do caule

As plantas coletadas foram separadas em folhas (lâminas foliares), pecíolo, caule e raiz. Após a lavagem do sistema radicular em água corrente, o material foi seco em estufa a 80°C por no mínimo 48h e a massa seca foi determinada em balança analítica. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea, a massa seca do caule, pecíolo e lâminas foliares foi somada para perfazer a parte aérea. A robustez do caule foi estabelecida pela divisão da massa seca do caule pela altura (MScaule/altura) dado em mg cm^{-1} (Lee *et al.*, 1996).

3.1.6 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa do caule, das folhas e da raiz.

A área foliar específica (AFE) que trata da relação entre área foliar exibida por unidade de massa da folha, a razão de área foliar (RAF) definida como razão da área foliar total produzida em relação à massa total da planta, bem como a razão de massa do caule (RMC), razão de massa foliar (RMF) e razão de massa da raiz (RMR) foram calculadas pelas seguintes fórmulas (Hunt, 1982):

$$\text{AFE} = A_{\text{folhas}}/\text{MS}_{\text{folhas}} (\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}),$$

$$\text{RAF} = A_{\text{folhas}}/\text{MS}_{\text{total}} (\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}),$$

$$\text{RMC} = \text{MS}_{\text{caule}}/\text{MS}_{\text{total}} (\text{g g}^{-1}),$$

$$\text{RMF} = \text{MS}_{\text{folhas}}/\text{MS}_{\text{total}} (\text{g g}^{-1}),$$

$$\text{RMR} = \text{MS}_{\text{raiz}}/\text{MS}_{\text{total}} (\text{g g}^{-1}).$$

sendo: A = área e MS = massa seca.

Nas razões de massa seca do caule, folhas e raiz ambas as partes da fração apresentam a mesma unidade. Desta forma o valor é um simples índice da importância de um componente da planta em relação à planta toda. Logo, RMC, RMF e RMR se refere respectivamente à massa total da planta que é investida para o caule, folhas e raiz respectivamente (Hunt, 1982).

3.1.7 Taxa de Crescimento Relativo e Taxa de Assimilação Líquida

As taxas médias de crescimento relativo (*TCR*) e as taxas médias de assimilação líquida (*TAL*), calculada após a verificação da linearidade entre massa da planta e área foliar, foram obtidas para cada período de coleta pelas seguintes fórmulas (Hunt, 1982):

$$TCR = \frac{\ln M_2 - \ln M_1}{t_2 - t_1} \quad (mg \ g^{-1} \ dia^{-1})$$

$$TAL = \frac{M_2 - M_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1} \quad (mg \ cm^{-2} \ dia^{-1})$$

onde: M_1 = massa da matéria seca total no tempo 1 (mg), M_2 = massa da matéria seca total no tempo 2 (mg), A_1 = área foliar no tempo 1 (cm^2), A_2 = área foliar no tempo 2 (cm^2), t_1 = tempo da primeira coleta (dias), t_2 = tempo da segunda coleta (dias), $\ln$ = logaritmo neperiano.

A taxa de crescimento relativo representa a taxa de aumento no peso da planta por unidade de peso presente por unidade de tempo, enquanto que a taxa de assimilação líquida refere-se ao incremento de peso da planta por unidade de área foliar (Hunt, 1982).

3.2 Crescimento sob condições de sombreamento natural

Crescimento em clareira pequena e sub-bosque (experimento 1)

A avaliação dos parâmetros de crescimento em condições naturais de sombreamento foi feita paralelamente ao experimento sob condições controladas, nos meses de outubro a novembro. Foi definida como clareira pequena uma área com abertura de dossel menor que 100 m^2 . Para tal, um lote de 120 indivíduos de *Canavalia* e *Gouania*, que apresentavam os cotilédones e um par de folhas primárias, foram levados à Reserva Municipal de Santa Genebra e distribuídos ao acaso em dois tratamentos: clareira, local onde a radiação

fotossinteticamente ativa chega alcançar valores próximos a $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e sub-bosque, local em que o sombreamento foi imposto pela cobertura vegetal e corte da luz vermelha proporcionou uma razão V/VE em média de $0,49 \pm 0,24$. Segundo dados apresentados por Gandolfi (2000), valores médios da radiação fotossinteticamente ativa típicos do sub-bosque desta reserva são da ordem de $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A temperatura máxima e mínima na clareira chegou a $31,1 (\pm 3,68)$ - $14,8 (\pm 1,64)$ enquanto que no sub-bosque, os valores foram de $28,6 (\pm 2,97)$ - $15,6 (\pm 2,26)$.

Plântulas de *Canavalia* e *Gouania* foram transferidas para a mata nos dias 20 e 21/10/1999, após o estabelecimento inicial em casa de vegetação. Este período de estabelecimento inicial em casa de vegetação foi de quatro dias para *Canavalia* e quinze dias para *Gouania*. Após intervalos de aproximadamente 15 dias, as plantas eram trazidas ao laboratório onde as medidas de altura, número de folhas, diâmetro do caule, comprimento de um entrenó e pecíolo selecionado, área foliar total e matéria seca da parte aérea e raiz foram registradas conforme já descrito nos itens 3.1.4 e 3.1.5. Em *Gouania* mantida em condição de sub-bosque, foi escolhida a folha mais expandida para determinação do comprimento do pecíolo. A partir destes dados os seguintes parâmetros foram calculados: área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar, razão da massa do caule, razão da massa da raiz, razão raiz /parte aérea, robustez do caule, taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida, conforme os itens 3.1.6 e 3.1.7.

Crescimento em clareira média e sub-bosque (experimento 2)

No período compreendido entre outubro de 2000 a fevereiro de 2001 foi realizado um novo experimento de crescimento de plantas jovens em condições naturais de sombreamento. Foi definida como clareira média uma área com abertura de dossel maior que 100 m^2 .

3.2.1 Obtenção das Plantas

A obtenção das plantas foi feita conforme descrito no item 3.1.1. com uma pequena modificação em *Canavalia*. Neste caso, a fim de acelerar o processo de germinação, as sementes, previamente escarificadas com lixa, foram embebidas por um período de 8 h e posteriormente colocadas para germinar em bandejas contendo vermiculita como substrato. As bandejas foram mantidas em bancadas do laboratório e envoltas por sacos plásticos transparentes para manutenção da umidade.

3.2.2 Condições Experimentais e Avaliação do Ambiente Físico

As plântulas, estabelecidas em casa de vegetação, foram transportadas à mata e mantidas em dois ambientes distintos de luz. Nesta fase, as plântulas continham os cotilédones e um par de folhas primárias e com idade de cinco e quinze dias para *Canavalia* e *Gouania* respectivamente. A clareira maior foi escolhida a fim de minimizarmos o efeito causado pela radiação difusa imposta por plantas vizinhas que a circundam (Válio, 2001). Já o tratamento que visa a avaliação do crescimento em condições de reduzida DFF e reduzida razão V/VE foi determinado em uma área coberta pelo dossel (sub-bosque), localizada próxima a esta clareira. De acordo com Gandolfi (2000), os valores da densidade de fluxo de fótons em uma clareira média durante os meses de primavera e verão podem chegar a $1900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Com relação ao sub-bosque, segundo os dados do mesmo autor, são observados na Reserva de Santa Genebra dois tipos de ambiente: um sub-bosque sombreado com níveis de radiação predominantes não tão abaixo de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e um sub-bosque densamente sombreado onde os níveis de radiação na maior parte do tempo estão bem abaixo de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para evitar o aquecimento do sistema radicular, em ambos os tratamentos os vasos foram enterrados no interior de valas até a borda, com espaçamento entre eles em torno de meio metro, formando assim, uma fileira para cada uma das espécies estudadas. No tratamento da clareira, foram instalados dois caibros de 3 m de comprimento em cada extremidade da

fileira. Um arame foi amarrado entre eles e a partir deste arame, cordões de nylon desciam até altura do colo das plantas. Este procedimento foi adotado para sustentar o crescimento da parte aérea de *Canavalia*. O mesmo foi feito no sub-bosque, mas aproveitamos a presença das árvores locais para instalação do suporte. Próximo às plantas, na altura do solo, foi mantido um termômetro de máxima e mínima em ambos os tratamentos. Os dados médios de temperatura foram, em condições de clareira de $37,6 (\pm 4,53)$ - $16,5 (\pm 1,68)$, enquanto que no sub-bosque a temperatura variou em $27,4 (\pm 2,71)$ - $17,6 (\pm 1,37)$, no período de 2000 a fevereiro de 2001.

Medidas da quantidade de fluxo de fótons bem como da razão V/VE foram feitas no decorrer do experimento em 3 dias diferentes. As medidas sempre foram feitas em dias claros em ambos os tratamentos, clareira e sub-bosque. A avaliação da DFF foi feita através de um sensor de radiação linear (line quantum sensor) LI 191 SA acoplado a uma Datalogger LI 1000, ambos da Licor, e a razão V/VE foi verificada por meio de um sensor de radiação da Skye Instruments que fornece dados dos comprimentos de onda na região do vermelho e vermelho extremo e a partir destes fornece a razão V/VE (650/730 nm). A radiação V/VE foi medida em diferentes pontos e alturas. A primeira medida era feita com o sensor apontado para cima, em diferentes alturas: aos pés do chão, 50 e 100 cm acima do chão. Para as medidas nas alturas de 50 e 100 cm foi utilizado um bastão de madeira de 50 e 100 cm cada, onde o sensor era apoiado. Em seguida, a radiação difusa também foi medida nas mesmas alturas citadas acima, porém com o sensor virado para quatro pontos diferentes (A, B, C, e D) que representariam as direções norte, sul, leste e oeste. Os dados da DFF bem como da razão V/VE são reunidos em média para cada dia de medida. No caso da medida da DFF, os sensores foram colocados em diferentes pontos da clareira e sub-bosque.

3.2.3 Avaliação do Crescimento

As plantas foram mantidas nos tratamentos citados acima por um período de 55 dias para *Canavalia* e de 70 dias para *Gouania*. Foi considerado dia zero, o dia de transferência para as condições experimentais. No dia zero, um lote de plantas foi caracterizado quanto à altura, número de folhas presentes, área foliar e matéria seca da parte aérea e raiz. Para cada uma das espécies em estudo foram usadas 17 plantas por tratamento. Em *Canavalia* o experimento teve início no dia 26/10/00 e *Gouania* no dia 07/12/00. No final do experimento as medidas de altura, número de folhas, comprimento de um entrenó selecionado, área foliar total e matéria seca da parte aérea e raiz foram registradas. A partir destes dados os seguintes parâmetros foram calculados: área foliar específica, razão de massa foliar e razão de área foliar, razão da massa do caule, razão da massa da raiz, razão raiz/parte aérea, robustez do caule, taxa de crescimento relativo e taxa de assimilação líquida.

3.2.4 Altura, número de folhas, comprimento do entrenó e área foliar

A altura foi medida do colo da planta até o seu ápice com auxílio de régua milimetrada. No caso de *Canavalia*, no tratamento de clareira, a altura foi medida com uma trena. O número de folhas presentes também foi registrado. Em seguida, o 3º entrenó a partir do ápice da planta foi escolhido para determinação do seu comprimento. Após o registro da altura, número de folhas e comprimento do entrenó, as folhas foram coletadas para determinação da área foliar. No caso de *Canavalia*, a área foi discriminada em um medidor de área foliar da Licor LI-3100. Em *Gouania* a área foliar foi obtida a partir de imagens geradas em "scanner", sendo o tamanho destas imagens posteriormente calculado pelo programa de área desenvolvido por Carlos Bravo (Caldas *et al.*, 1992).

3.2.5 Matéria Seca, Razão Raiz/Parte Aérea e Robustez do caule

As plantas coletadas foram separadas em folhas (lâminas foliares), pecíolo, caule e raiz. Em seguida o material foi seco em estufa a 80°C por no mínimo 48h e a massa seca foi determinada em balança analítica digital. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea a massa seca do caule, pecíolo e lâminas foliares foram somadas para perfazer a parte aérea. A robustez do caule foi estabelecida pela divisão da massa seca do caule pela altura, em mg cm^{-1} (Lee *et al.*, 1996).

3.2.6 Área foliar específica, razão de área foliar e razões de massa do caule, folhas e da raiz

Os dados da área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), razão de massa do caule (RMC), razão de massa foliar (RMF) e razão de massa da raiz (RMR) foram obtidos conforme descrito no item 3.1.6.

3.2.7 Taxa de Crescimento Relativo e Taxa de Assimilação Líquida

As taxas médias de crescimento relativo (TCR) e as taxas médias de assimilação líquida (TAL) foram obtidas conforme descrito no item 3.1.7.

Efeito da Remoção Total e Parcial de Cotilédones e Folhas Primárias

3.3 Crescimento com remoção de órgãos em condições de casa de vegetação

3.3.1 Obtenção das plantas

A obtenção das plantas foi feita conforme já descrito no item 3.2.1.

3.3.2 Condições experimentais

Logo após a emergência (abertura dos cotilédones e surgimento do 1º par de folhas - eófilos), as plântulas foram submetidas aos seguintes tratamentos:

- Controle: planta intacta ;
- -1 folha jovem: plantas com uma folha muito jovem removida;
- -1 cotilédone: plantas com um cotilédone removido;
- -1 folha adulta: plantas com uma folha adulta removida;
- -2 folhas jovens: plantas com duas folhas muito jovens removidas;
- -2 cotilédones: plantas com dois cotilédones removidos;
- -2 folhas adultas: plantas com duas folhas adultas removidas.

Os tratamentos com remoção de folhas adultas foram impostos assim que os eófilos (folhas primárias) estavam completamente expandidos. Nesta fase os cotilédones estavam presentes, porém apresentavam sinais de senescência. Um lote de 10 plantas foi usado para caracterizar a massa seca inicial, após a secagem em estufa a 80°C por 48h.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação, no período entre junho a julho de 2000. A radiação da casa de vegetação era de aproximadamente 45% da radiação solar plena. A sustentação da parte aérea foi feita por meio de barbantes que desciam do teto da casa de vegetação até o colo das plantas.

3.3.3 Altura, número de folhas, comprimento dos entrenós e área foliar.

A altura das plantas foi registrada com auxílio de régua milimetrada no início dos tratamentos, e dez plantas foram usadas, como o t zero para avaliação da massa seca da parte aérea e raiz. A partir do 4º dia de experimento as medidas da altura, número de folhas e comprimento dos entrenós foram tomados a intervalos de dois dias até as plantas completarem um mês de crescimento. No último dia de avaliação, após o registro da altura, número de folhas, comprimento do entrenó as folhas foram coletadas para determinação da área foliar realizada por um medidor de área foliar da LICOR LI-3100.

3.3.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR)

Após 30 dias de crescimento, além das medidas da altura, número de folhas e comprimento dos entrenós, as plantas foram coletadas e separadas em folhas (lâminas foliares), pecíolo, caule e raiz. Em seguida o material foi seco em estufa a 80°C por no mínimo 48h e a massa seca foi determinada em balança analítica digital. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea as massas secas do caule, pecíolo e lâminas foliares foram somadas para perfazer a parte aérea. A partir dos dados da massa seca total e a massa seca inicial foi calculada a TCR, (Hunt, 1982) conforme descrito no item 3.1.7.

3.3.5 Razões de massa do caule, das folhas e da raiz

A partir da massa seca obtida das diferentes partes das plantas nos respectivos tratamentos, os seguintes parâmetros foram calculados:

$$\text{RMC} = \text{MScaule} / \text{MStotal} (\text{g g}^{-1}),$$

$$\text{RMF} = \text{MSfolhas} / \text{MStotal} (\text{g g}^{-1}),$$

$$\text{RMR} = \text{MSraiz} / \text{MStotal} (\text{g g}^{-1}) \text{ sendo: MS= massa seca.}$$

3.4 Crescimento em condições de casa de vegetação envolvendo o bloqueio da fotossíntese e remoção de órgãos.

3.4.1 Obtenção das plântulas

As plântulas foram obtidas a partir de sementes germinadas, conforme descrito no item 3.2.1. Após a germinação as plântulas foram semeadas em vasos de 0,7 L contendo solo e areia numa proporção de 2:1.

3.4.2 Condições experimentais.

Logo após a emergência das plântulas (abertura dos cotilédones e surgimento dos eófilos), estas foram submetidas aos seguintes tratamentos:

- Controle: planta intacta;
- -2 cotilédones: plantas com dois cotilédones removidos;
- cotilédone coberto: plantas com cotilédones cobertos;
- -2 folhas jovens: plantas com duas folhas muito jovens removidas;
- folha jovem coberta: plantas com seu 1º par de folhas cobertas;
- -2 folhas adultas: plantas com duas folhas adultas removidas;
- folha adulta coberta: plantas com folhas adultas cobertas.

Os tratamentos com remoção de folhas adultas foram impostos assim que os eófilos (1º par de folhas primárias) estavam completamente expandidos. Nesta fase os cotilédones estavam presentes, porém apresentavam sinais de senescência. O experimento foi conduzido em casa de vegetação, no período entre março a abril de 2001. A radiação da casa de vegetação era de aproximadamente 45% da radiação solar plena. A sustentação da parte aérea foi feita por meio de barbantes que desciam do teto da casa de vegetação até o colo das plantas.

Cotilédones e folhas foram envolvidos em papel alumínio visando o bloqueio da fotossíntese. No caso dos cotilédones, o papel foi enrolado em forma de cilindro e colocado diretamente sobre o órgão. Cada folha foi envolta em envelopes de papel alumínio com tamanho suficiente para permitir a expansão da área foliar. Os envelopes foram apoiados em outro vaso com varas de madeira impedindo assim a sobrecarga de peso do papel sobre a folha. Este procedimento foi adotado para evitar uma possível produção de etileno.

3.4.3 Altura, número de folhas e comprimento dos entrenós e área foliar

A altura das plantas foi registrada com auxílio de régua milimetrada no início dos tratamentos, e dez plantas foram usadas como o t zero para avaliação da massa seca da parte aérea e raiz. A partir do 5º dia de experimento as medidas da altura, número de folhas e

comprimento dos entrenós foram tomadas a intervalos de dois dias, até as plantas completarem um mês de crescimento. Após o registro da altura, número de folhas, comprimento do entrenó, as folhas foram coletadas para determinação da área foliar realizada por um medidor de área foliar da LICOR LI-3100, no último dia de avaliação.

3.4.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR)

Após 30 dias de crescimento, além das medidas da altura, número de folhas e comprimento dos entrenós, as plantas foram coletadas e separadas em folhas (lâminas foliares), caule, pecíolo e raiz. Em seguida o material foi seco em estufa a 80°C por no mínimo 48h e a massa seca foi determinada em balança analítica digital. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea a massa seca do caule, pecíolo e lâminas foliares foram somadas para perfazer a parte aérea. A partir dos dados da massa seca total e a massa seca inicial foi calculada a TCR, (Hunt, 1982). conforme descrito no item 3.1.7.

3.4.5 Razões de massa do caule, das folhas e da raiz.

A partir da massa seca obtida das diferentes partes das plantas nos respectivos tratamentos os seguintes parâmetros de RMC, RMF e RMR foram calculados, conforme descrito no item 3.3.6.

3.5 Crescimento com remoção de órgãos em condições de sombreamento

3.5.1 Obtenção das plantas.

As plântulas de *Canavalia* e *Gouania* foram obtidas conforme já descrito nos itens 3.1.1.

3.5.2 Condições experimentais

Após a emergência das plântulas, estas foram submetidas aos seguintes tratamentos:

- Controle: planta mantida intacta;
- - 1 folha jovem: plantas com uma folha muito jovem removida;
- - 1 cotilédone: plantas com um cotilédone removido;
- - 1 folha adulta: plantas com uma folha adulta removida;
- - 2 folhas jovens: plantas com duas folhas muito jovens removidas;
- - 2 cotilédones: plantas com dois cotilédones removidos;
- - 2 folhas adultas: plantas com duas folhas adultas removidas.

Os tratamentos com remoção de folhas adultas foram impostos assim que os eófilos (folhas primárias) estavam expandidos. Nesta fase os cotilédones estavam presentes, porém apresentavam sinais de senescência. Foram utilizadas 10 plantas/tratamento/espécie. O experimento foi conduzido em área aberta pertencente ao Departamento de Genética do Instituto de Biologia da UNICAMP, no período entre março a abril de 2001 para *Canavalia* e de março de 2001 a janeiro de 2002 para *Gouania*. No dia em que as plântulas tiveram seus cotilédones e folhas primárias removidas, elas foram transferidas para bancadas com diferentes níveis de sombreamento. Sobre as bancadas foram construídas armações de ferro onde eram dispostas camadas de sombrite. As camadas proporcionaram um sombreamento de 14 e 1,6% em relação à radiação solar plena. Em *Gouania* além destes dois tratamentos, as plantas foram crescidas em condições de 40% da DFF (densidade do fluxo de fótons). Medidas da DFF em cada condição de crescimento foram feitas com um sensor de radiação linear (line quantum sensor) LI 191 SA acoplado a um Datalogger LI 1000. Sob luz solar plena a radiação alcançou valores em torno de $1.292 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (100%); com o uso de apenas uma camada de sombrite e uma tela verde; a radiação apresentou valores médios em torno de 575,16 (44%); enquanto que o uso de 4 camadas de sombrite a radiação apresentou valores em torno de $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (14%) e sob 5 camadas os valores foram de $21,20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (1,6%).

3.5.3 Altura, número de folhas, comprimento dos entrenós e área foliar

A altura das plantas foi registrada com auxílio de régua milimetrada no início dos tratamentos. A partir do 7º dia de experimento as medidas da altura, número de folhas e comprimento dos entrenós foram tomados a intervalos de dois dias, exceto no final do experimento. Em *Gouania*, as medidas foram tomadas mensalmente. No último dia de avaliação, após o registro da altura, número de folhas, comprimento do entrenó as folhas foram coletadas para determinação da área foliar, a qual foi determinada em um medidor de área foliar da LICOR LI-3100.

3.5.4 Massa seca da parte aérea e raiz e taxa de crescimento relativo (TCR)

Decorridos 30 dias de crescimento para *Canavalia* e 300 dias para *Gouania*, além das medidas da altura, número de folhas e comprimento dos entrenós, as plantas foram coletadas e separadas em folhas (lâminas foliares), caule, pecíolo e raiz. As diferenças nas datas de coleta deveu-se a características de crescimento de cada espécie. Em seguida, o material foi seco em estufa a 80°C por no mínimo 48h e a massa seca foi determinada em balança analítica digital. Para o cálculo da razão raiz/parte aérea as massas secas do caule, pecíolo e lâminas foliares foram somadas para perfazer a parte aérea. A partir dos dados da massa seca total e a massa seca inicial foi calculada a TCR (Hunt, 1982), conforme descrito no item 3.1.7.

Com os dados da massa seca obtida das diferentes partes das plantas nos respectivos tratamentos, os parâmetros de RMC, RMF e RMR foram calculados, conforme descrito no item 3.3.5.

Efeito dos Diferentes Níveis de Sombreamento sobre a Atividade Fotossintética

3.6 Medidas de trocas gasosas

3.6.1. Obtenção das plantas

A obtenção de plântulas de *Canavalia* e *Gouania* foi feita como já descrito nos itens 3.2.1. As plântulas de *Gouania* foram semeadas em setembro de 2000 e permaneceram por 3 meses em casa de vegetação para o estabelecimento inicial. As plântulas de *Gouania* foram transferidas para as condições experimentais em janeiro de 2001. Plântulas de *Canavalia* foram semeadas em julho e transferidas para as condições experimentais em agosto de 2001. A diferença nas datas de transferência deveu-se ao desenvolvimento inicial lento de *Gouania* em relação à *Canavalia*. Em dezembro de 2001, as plantas de *Canavalia* e *Gouania* foram passadas para vasos de 3L, contendo solo e areia numa proporção de 2:1.

3.6.2 Condições experimentais

Após o período de aclimação em casa de vegetação as plantas foram transferidas para uma área aberta no campus da UNICAMP pertencente ao Departamento de Genética desta Universidade. As plantas foram mantidas bem aguadas durante o experimento e solução de Hoagland (100 ml por vaso) foi acrescentada a cada quinze dias, a fim de garantir o bom estado nutricional das mesmas (Hoagland & Arnon, 1938). As plantas foram separadas ao acaso em 4 lotes de 20 e colocadas em bancadas sobre as quais foram construídas armações de ferro para o sustento de sombrites. A porcentagem da DFF em cada um dos tratamentos varia de acordo com a irradiância que prevalece nas diferentes épocas do ano, no entanto entre outubro de 2001 a março de 2002, quando as medidas de trocas gasosas e de fluorescência foram efetuadas os sombrites possibilitaram o corte da radiação nas seguintes proporções aproximadamente:

- 40% da densidade de fluxo de fótons (DFF);
- 10% da DFF;
- 1,5% e 0,5% da DFF.

Plantas em condições de radiação plena (RP) foram mantidas sobre bancadas, sem sombrite, como controle. Os dados da variação da densidade do fluxo de fótons nos

respectivos tratamentos são mostrados abaixo, na Tabela 2. Medidas da radiação fotossinteticamente ativa durante o experimento foram feitas mensalmente com o auxílio de um sensor pontual e um sensor linear da Licor LI 191 SA acoplado a um Datalogger LI 1000 nas diferentes condições de crescimento. As medidas foram realizadas em dias de céu claro e no horário de maior intensidade luminosa. A porcentagem da radiação em cada tratamento foi calculada a partir do valor da radiação atingida em sol pleno.

Tabela 2. Valores médios da densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ no período de outubro a abril de 2002. O número entre parênteses representa o desvio padrão.

%	TRATAMENTOS				
	100	40,6	10,2	1,5	0,5
DFF	1728,85 ($\pm 62,82$)	701,92 ($\pm 64,88$)	176,19 ($\pm 17,11$)	26,60 ($\pm 9,63$)	8,28 ($\pm 2,51$)

3.6.3 Cursos diários das taxas de assimilação do CO_2 , taxas de transpiração e condutância estomática

A taxa de assimilação do CO_2 foi medida por um analisador de trocas gasosas portátil (Infra-Red Gas Analyser – modelo LCA-4 da ADC- Inglaterra) acoplado a uma câmara foliar PLC4 (B) ($6,25 \text{ cm}^2$ de área). O sistema de trocas gasosas do aparelho é aberto de maneira que o fluxo de ar fresco (novo) é contínuo. Além da taxa de assimilação líquida do CO_2 – A_{CO_2} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), o aparelho registrou simultaneamente a densidade de fluxo de fótons (DFF) na faixa de 400-700 nm ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), temperatura foliar com auxílio de um termopar colocado abaixo da folha e temperatura do ar na câmara foliar. O aparelho também fornece os dados sobre condutância estomática (g_s - $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e transpiração (E - $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

As medidas foram realizadas na 2ª folha mais expandida contando-se a partir do ápice. Foram realizadas de 3 a 5 medições por folha sendo que a média entre estas foi considerada

uma medida. Para a elaboração das medidas dos cursos diários, foram utilizadas 4 plantas/tratamento/espécie a intervalos médios de 1:30 h entre os tratamentos. As curvas foram realizadas nos dias 25/10, 26/10, 01/11/2001 e 06/03/2002 sendo os resultados apresentados somente do dia 06/03 devido à semelhança entre as curvas.

3.6.4 Curvas de resposta da assimilação em função da irradiância

As curvas de trocas gasosas em função ao aumento da intensidade luminosa foram feitas em fevereiro de 2002, no período matutino, horário em que os estômatos estavam abertos. Após a medida inicial da taxa de assimilação do CO₂, a irradiação foi gradativamente atenuada com o auxílio de diferentes telas do tipo sombrite sendo registrados após a estabilização, os valores de assimilação em cada irradiância. Plantas de *Gouania* sob sombreamento de 1,5% da DFF, foram transferidas para irradiação natural no início da manhã, sendo que após um período de trinta minutos, os dados das curvas foram obtidos. Em *Canavalia* sob o mesmo tratamento, a curva foi elaborada com o auxílio de equipamento de controle do microclima da folha, também da ADC. À câmara foliar PLC4 (B) foi acoplada uma unidade de luz portátil que permitiu o trabalho a densidades de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos fixas. As medidas começaram a 1.615 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e foram reduzidas até 26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

3.6.5 Comparação da assimilação máxima ($A_{\text{máx}}$), transpiração máxima ($E_{\text{máx}}$) e condutância estomática máxima ($g_{\text{s máx}}$)

A comparação da $A_{\text{máx}}$, $E_{\text{máx}}$ e $g_{\text{s máx}}$ foi feita nos diferentes tratamentos em março de 2002 utilizando-se 5 plantas/tratamento/espécie. Os dados foram coletados nos horários das maiores taxas de assimilação, maiores taxas de transpiração e maiores condutâncias estomáticas, conforme os resultados obtidos das curvas de andamento diário respectivamente para *Canavalia* e *Gouania*.

3.7 Medidas de Fluorescência da Clorofila

3.7.1 Curvas de andamento diário

A máxima fluorescência (F_m) e a fluorescência inicial (F_o), após a adaptação ao escuro, foi determinada antes do amanhecer, enquanto que a fluorescência em condições de "steady state" (F) e a máxima fluorescência da amostra adaptada à luz (F_m') foram determinadas em intervalos de 2h até depois do ocaso. Estas medidas foram feitas no dias 04/10/2001 e 12/03/2002, ambos os dias com céu claro no decorrer do experimento. Foram acompanhadas 5 plantas/tratamento/espécie na 1ª folha completamente expandida a partir do ápice. Estas medidas foram feitas com um medidor de fluorescência modulado Mini-PAM (Photosynthesis Yield Analyser) da H. Walz (Effeltrich-Alemanha). O aparelho foi desenvolvido principalmente para medidas instantâneas do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II, sob as condições de luz prevalecentes (Rascher *et al.*, 2000). Um pulso de luz saturante é aplicado sobre a superfície da folha, a fim de resultar na completa redução dos primeiros receptores de elétrons. A luz é passada através de um filtro (Balzers DT Cyan, Special), resultando em um pico de excitação acima de 650nm no qual a fluorescência é detectada.

O rendimento quântico efetivo, $F_m' - F/F_m' = \Delta F/F_m'$, foi calculado de acordo com Genty *et al.*, (1989). Seguido o período de adaptação ao escuro, as medidas do rendimento quântico efetivo correspondem às medidas do rendimento quântico ótimo ($F_m - F_o/F_m = F_v/F_m$). A partir das medidas obtidas antes do amanhecer e no decorrer do dia, o coeficiente de extinção não fotoquímico (NPQ) foi calculado de acordo com Maxwell & Johnson (2000), onde $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$.

Uma câmara especial para o suporte da folha foi usada (modelo 2030-B) onde a fibra ótica pôde ser ajustada em um ângulo definido e a uma distância fixa da folha. A DFF incidente sobre a folha foi determinada ao mesmo tempo em que as medidas de fluorescência foram detectadas. A área sensível do micro quantômetro consiste de um plástico branco a

partir do qual a luz é conduzida por fibra ótica a um fotodiodo. Por fibras óticas apropriadas, a sensibilidade espectral deste dispositivo é ajustada à sensibilidade espectral do sensor da Li-Cor (LI-190). Durante as realizações das medidas do primeiro dia, um sensor da Li-Cor foi usado para comparação dos valores da radiação no ambiente.

3.7.2 Curvas de resposta à luz

O rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) e a taxa de transporte de elétrons (ETR) em função dos níveis crescentes de luz foram obtidos a partir de uma programação específica do Mini-PAM. Tal programação fornece respostas de fluorescência em 9 diferentes e crescentes fontes de irradiância actínica durante 4 minutos, em oito estádios de 30s cada. Ao final de cada nível de luz foi aplicado um pulso de luz saturante para determinação dos parâmetros de fluorescência ($\Delta F/F_m'$ e ETR). A ETR foi calculada conforme (White & Critchley, 1999):

$$ETR = \Delta F/F_m' \times DFF \times 0,5 \times f_{abs}$$

onde: $\Delta F/F_m'$ corresponde ao rendimento quântico efetivo na luz, DFF é a irradiância actínica em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,5 é um fator de multiplicação no qual assume-se que o transporte de um único elétron requer a absorção de 2 quanta e f_{abs} é um fator de absorção de luz específico para cada folha. A partir das medidas de propriedades ópticas (descritas abaixo) foi possível trabalhar com um fator de absorção para as folhas de *Canavalia* e *Gouania* crescidas nos diferentes ambientes de luz, o qual variou entre 0,723 a 0,916.

Estas medidas foram conduzidas em abril de 2002 no período matutino com a câmara especial do Mini-PAM. Antes do início do registro das curvas as folhas foram pré-adaptadas ao escuro (15 minutos). A câmara foi mantida coberta durante a realização das medidas. Uma repetição de 3 plantas/tratamento/espécie foi utilizada.

3.8 Propriedades ópticas das folhas

Medidas de absorvância, transmitância e reflectância de folhas destacadas foram realizadas com o auxílio de um espectroradiômetro LI-COR (LI-1800) conectado a uma esfera externa integradora (1800-12S). Foi selecionada de cada planta, uma folha totalmente expandida, sendo que as medidas foram efetuadas na sua face adaxial. Foram utilizadas 3 plantas por tratamento. As medidas de reflectância e transmitância foram determinadas em intervalos de 2 nm nos comprimentos de onda na faixa de 400-1100 nm. Absorvância foi calculada de acordo com a fórmula:

Absorvância = 1 - reflectância - transmitância.

3.9 Conteúdo de clorofila e carotenóides

O conteúdo de clorofila e carotenóides foi avaliado em plantas de *Canavalia* e *Gouania* crescidas nas diferentes condições da DFF. Foram utilizados 5 discos de 0,7 cm de diâmetro para extração. Uma amostra de igual número de discos foliares foi submetida à secagem por 48h em estufa a 80°C para obtenção da sua massa seca. O material fresco foi extraído em acetona 80% durante 72h. Os tubos foram mantidos vedados, envoltos em folhas de papel alumínio e mantidos em banho de gelo no escuro. Após a extração, a absorvância foi determinada em espectrofotômetro a 470, 645 e 663nm em 5 repetições por espécie. Todo o processo foi feito em sala fracamente iluminada. O cálculo dos teores de clorofila e carotenóides, expressos em mg g⁻¹ de massa seca foi feito de acordo com as equações propostas por Arnon, (1949), mas com os coeficientes de absorção propostos por Lichtenthaler, (1987):

$$Ca = 12,25A_{663} - 2,79A_{645} \cdot \frac{V}{1000M}$$

$$Cb = 21,50A_{645} - 5,10A_{663} \cdot \frac{V}{1000M}$$

$$C_{total} = 7,15A_{663} + 18,71A_{645} \cdot \frac{V}{1000M}$$

$$C_{x+c} = \frac{1000A_{470} - 1,82Ca - 85,02Cb}{198} \cdot \frac{V}{1000M}$$

onde,

Ca = clorofila a (mg g⁻¹ de massa seca),

Cb = clorofila b (mg g⁻¹ de massa seca),

C_{total} = clorofila total (mg g⁻¹ de massa seca),

C_{x+c} = carotenóides (mg g⁻¹ de massa seca)

V = volume da amostra (mL)

M = massa seca da amostra (g)

3.10 Área Foliar Específica (AFE)

Alteração morfológica foliar foi avaliada através da área foliar específica (AFE) em 5 plantas/tratamento/espécie. AFE foi calculada segundo (Hunt, 1982) como:

$$AFE = A_{folhas} / MS_{folhas} \text{ (cm}^2 \text{ g}^{-1}\text{)},$$

onde A = área (cm²) e MS = massa seca das folhas (g).

A área foliar foi determinada através dos discos foliares de diâmetro conhecido utilizados para o cálculo dos teores de clorofila e carotenóides. A massa seca foi obtida pela secagem dos discos em estufa a 80°C por 48h.

3.11 Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Para o exame da superfície foliar (faces adaxiais e abaxiais), amostras de folhas previamente secas foram cortadas e cuidadosamente montadas em "stubs" de alumínio com

auxílio de fita adesiva dupla-face, banhadas com ouro, examinadas e fotografadas em um microscópio eletrônico de varredura. A descrição das fotos foram feitas de acordo com Barthlott *et al.* (1998).

3.12 Análise dos dados

A análise do crescimento das plântulas sob sombreamento controlado bem como para a comparação dos tratamentos de remoção e cobertura de folhas e cotilédones, foi feita através de análise de variância simples, seguida do cálculo da diferença mínima significativa pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade (Gomes, 1990). O resultado desta análise foi indicado nas figuras e tabelas por letras. As letras iguais não mostram diferenças significativas entre os tratamentos. Para a avaliação dos efeitos da quantidade de fluxo de fótons e da razão V/VE (tratamentos 2, 3, 4 e 5) bem como da interação entre eles, alguns parâmetros foram selecionados e submetidos a uma análise de variância para dois fatores ("two-way anova") (Sokal & Rohlf, 1981). Quando a interação foi significativa, os dados foram analisados a parte usando-se o teste t de Student (Press *et al.*, 1994). Para os experimentos realizados em condições naturais de sombreamento, a comparação das médias entre estes dois tratamentos, clareira e sub-bosque, foi feita através do teste t de Student a 5% de probabilidade, segundo Gomes (1990).

Nas curvas de andamento diário da A_{CO_2} , E , g_s e C_i , bem como do $\Delta F/F_m'$ e do NPQ, foi aplicada estatística descritiva com médias e desvio padrão. A partir dos dados obtidos das curvas de trocas gasosas, foram calculados os valores da eficiência do uso da água (EUA) pela razão entre a taxa de assimilação e taxa de transpiração, sendo expressos em $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$. Para a comparação de mais de dois tratamentos do mesmo tipo (luz) foi feita análise de variância simples. A comparação de dois tipos de tratamentos (luz x espécie) foi feita pela análise fatorial para verificar a existência de interação entre eles. Quando os resultados das

análises de variância foram significativos, foi feito em seguida o cálculo da diferença mínima significativa pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade (Gomes, 1990).

As curvas de trocas gasosas em função ao aumento da irradiância foram ajustadas de acordo com Prado *et al.* (1994), pela equação:

$$y = P_1 \left[1 - e^{(-P_2 \cdot (x - P_3))} \right]$$

onde:

P_1 = taxa de assimilação máxima,

P_2 = inclinação da curva,

P_3 = ponto de compensação de luz.

Já as curvas geradas a partir do programa original do Mini-PAM, $\Delta F/F_m'$ e ETR em função do aumento da irradiância, foram ajustadas pelas equações (1) e (2) respectivamente

$$y = P_1 + P_2 \cdot e^{(-x/P_3)} \quad (1)$$

$$y = P_1 - P_2 \cdot e^{(-x/P_3)} \quad (2)$$

onde:

P_1 = ponto de saturação do $\Delta F/F_m'$ e ETR

P_2 e P_3 = inclinação da curva.

A curva (1) representa um decaimento exponencial até o valor mínimo de $\Delta F/F_m'$ indicado por P_1 , enquanto a equação (2) representa uma curva de saturação exponencial iniciando com ETR em zero e crescendo até a saturação P_1 .

A eficiência da captura de luz foi expressa em % de absorção da radiação fotossinteticamente ativa por unidade de biomassa (Poorter *et al.*, 1995). Para a comparação destes resultados, os dados foram anteriormente transformados em arco seno da raiz de x.

4. RESULTADOS

Efeitos dos diferentes Níveis de Sombreamento sobre o desenvolvimento Inicial das Plântulas

4.1 Crescimento sob diferentes condições da DFF e da razão vermelho/vermelho-extremo (V/VE)

4.1.1 Altura, número de folhas e área foliar

Em *Canavalia* o aumento em altura sob baixas razões de V/VE ficou evidente apenas na fase inicial do seu crescimento (15 dias). Neste período, as plantas mantidas em condições de baixa razão V/VE apresentaram aumento em altura semelhante às plantas controle (44% DFF e 1,10V/VE) e significativamente maior quando comparadas com plantas em condições de muito baixa densidade de fluxo de fótons (1,8% DFF e 1,10V/VE). Porém ao final dos 50 dias de crescimento, apenas as plantas mantidas sob diminuição da quantidade de fluxo de fótons sem alteração da qualidade espectral mostraram-se significativamente mais altas quando comparadas com aquelas mantidas em sombreamento com alteração da qualidade espectral (Figura 1A).

Verificou-se também que, aos 15 dias plantas de *Canavalia* mantidas sob sombreamento com alteração da qualidade espectral, tanto em 9% da DFF como em 1,8% da DFF, apresentaram significativamente maior número de folhas quando comparadas às plantas mantidas em 1,8% da DFF e 1,10 V/VE (Figura 1B). Aos 50 dias de crescimento, observou-se que as plantas mantidas sob alteração da razão V/VE não mostraram maior número de folhas quando comparadas com plantas controle e plantas sob 9% da DFF e alta razão V/VE. Aumento significativo da área foliar foi verificado ao final dos 50 dias de crescimento apenas nas plantas sob 9% da DFF sem alteração da qualidade espectral (Figura 1C).

Em *Gouania*, nota-se que, plantas sob sombreamento de ambos os tipos (neutro e com alteração da qualidade espectral sob 9% da DFF) apresentaram alturas maiores quando comparadas com as plantas mantidas sob 44% da DFF e alta razão V/VE. (Figura 2A). Aos 30 e 45 dias não foi observado efeito da alteração da razão V/VE em 9% da DFF na altura das plantas. Porém, em condições de 1,8% da DFF observa-se que existe um efeito da alteração da qualidade espectral: plântulas mantidas em baixa razão V/VE são significativamente mais altas quando comparadas com aquelas mantidas em alta razão V/VE.

Com relação à produção de folhas, verificou-se que, até os 30 dias, as plantas mantidas sob alteração da qualidade espectral concomitante à redução da DFF apresentaram similar número de folhas (Figura 2B). Apenas as plântulas mantidas em 1,8% da DFF e alta razão V/VE apresentaram significativamente menor número de folhas quando comparadas aos demais tratamentos. Aos 45 dias verificou-se que, em 9% da DFF tanto em sombreamento neutro como em sombreamento com redução da razão V/VE, as plântulas produziram tantas folhas quanto aquelas do controle; ainda neste período as plântulas em 1,8% da DFF e baixa razão V/VE apresentaram significativamente mais folhas quando comparadas àquelas em similar DFF e alta razão V/VE.

De forma geral, aos 45 dias, o sombreamento de 9% da DFF e 0,37 da razão V/VE ocasionou aumento significativo da área foliar quando comparado às plantas mantidas nas condições controle.

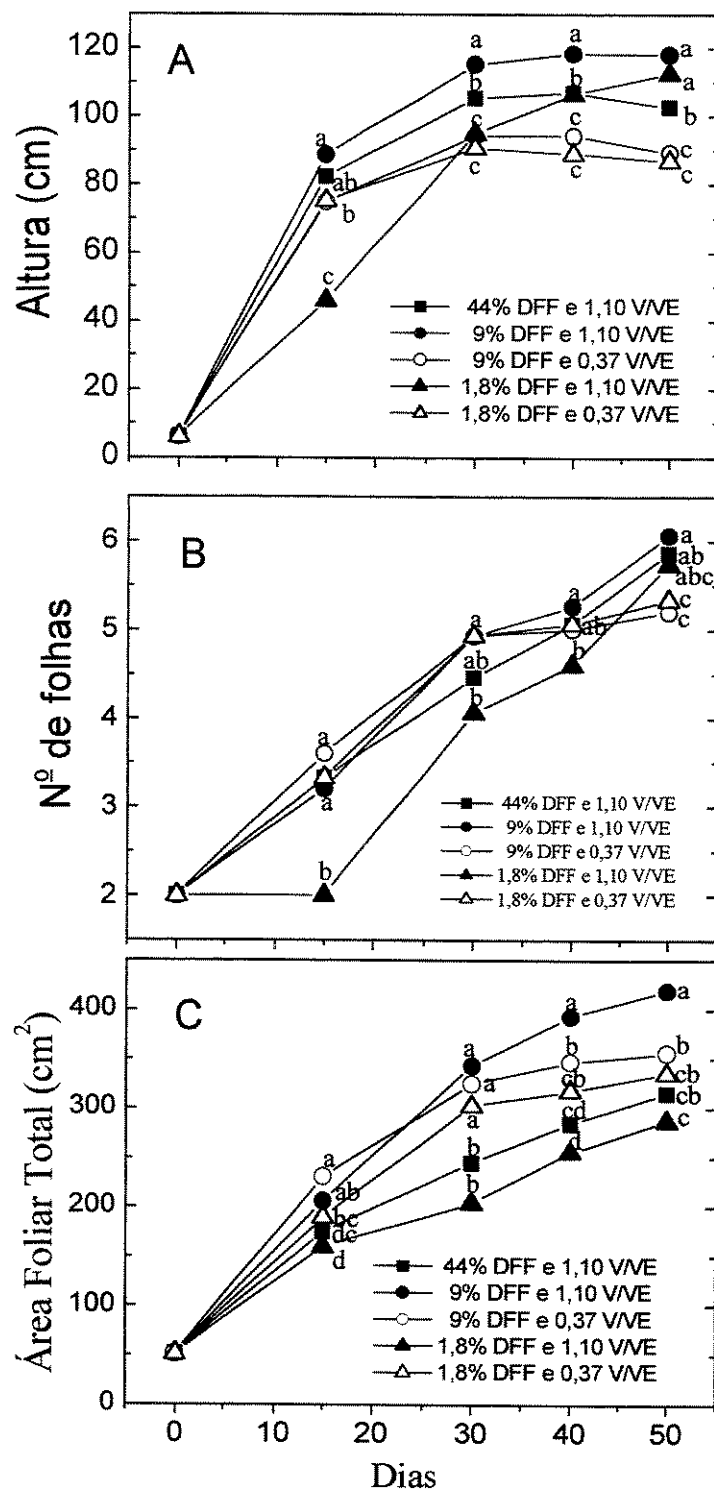


Figura 1. Altura (A), número de folhas (B) e área foliar (C) em plantas de *Canavalia* mantidas nas diferentes condições da DFF e da razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). As letras comparam as medias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

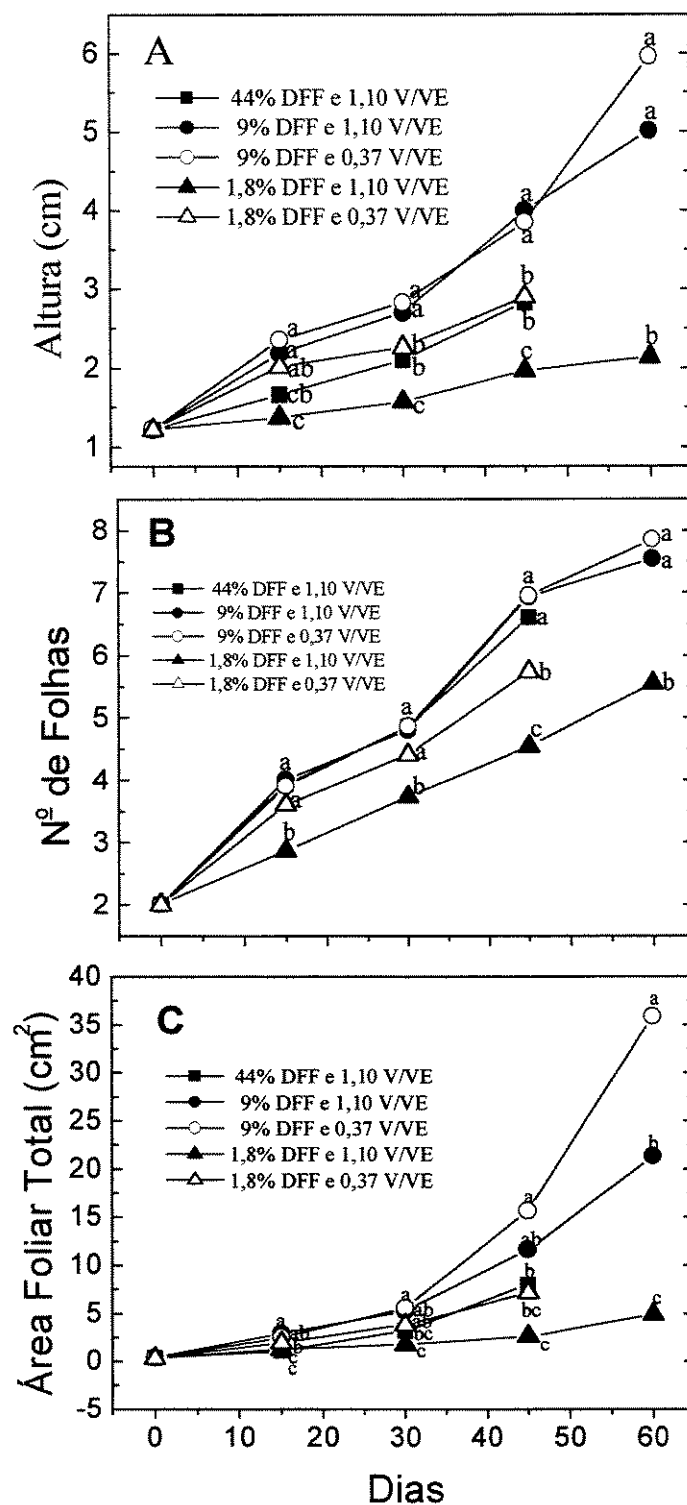


Figura 2. Altura (A), número de folhas (B) e área foliar (C) em plantas de *Gouania* mantidas nas diferentes condições da DFF e da razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). Os tratamentos de 44% DFF e 1,10 V/VE e 1,8% DFF e 0,37 V/VE foram interrompidos após 45 dias. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n=15.

4.1.2 Diâmetro do caule, comprimento do entrenó e do pecíolo

Nas Tabelas 3 e 4 estão os dados do diâmetro do caule, do comprimento do entrenó e do pecíolo para as plantas de *Canavalia* (Tabela 3) e *Gouania* (Tabela 4). Em *Canavalia* praticamente não se verificaram alterações do diâmetro do caule aos 15 e 30 dias de crescimento. Entretanto, neste período, o diâmetro do caule de *Canavalia* foi medido no hipocótilo, o qual já havia se desenvolvido em casa de vegetação antes da imposição dos referidos tratamentos. Aos 40 dias de crescimento (nesta fase o diâmetro do caule foi medido logo acima do 1º par de folhas) notou-se que as plantas mantidas em ambiente com alteração da luz vermelha apresentaram maior diâmetro do caule quando comparadas àquelas mantidas em similar DFF e alta razão do vermelho/vermelho extremo. Ao final dos 50 dias, plantas em condições de 9% da DFF e baixa razão V/VE exibiram diâmetro do caule semelhante às plantas controle (44% da DFF e 1,10 V/VE).

Alterações da DFF concomitante às da razão do V/VE, em geral, não promoveram alongamento do entrenó, exceto no início do desenvolvimento das plantas, aos 15 dias, quando as comparações são feitas entre os tratamentos com a mesma DFF e razão V/VE diferentes. Neste período, as plantas de *Canavalia*, em condições de 1,8% da DFF e baixa razão V/VE, apresentaram entrenó mais longo quando comparadas às plantas em similar DFF e alta razão V/VE, o mesmo ocorrendo no final do experimento. Contudo, houve uma resposta das plantas de *Canavalia* ao sombreamento, com alteração da qualidade espectral, que pode ser verificada pelo comprimento do pecíolo. Aos 15 dias, independente da DFF, plantas em baixas razões V/VE apresentaram folhas com maiores pecíolos quando comparadas às outras com similar DFF. Nos demais períodos, 40 e 50 dias, plantas de *Canavalia* mantidas em condições de 9% da DFF e baixa razão V/VE exibiram os maiores comprimentos do pecíolo. E ainda, quando se comparam as plantas em condições de 1,8% DFF, nota-se que houve um aumento do comprimento do pecíolo em baixa razão V/VE (Tabela 3).

Tabela 3. Diâmetro do caule (Φ = mm), comprimento do entrenó (ENTR = cm) e do pecíolo (PEC = cm) em plantas de *Canavalia*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. Letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos	Φ	ENTR	PEC
15	1	2,78 ab	26,02 a	5,18 c
	2	2,82 a	26,78 a	5,87 b
	3	2,82 a	22,70 b	6,80 a
	4	2,50 b	18,05 c	6,08 b
	5	2,60 ab	23,88 ab	6,86 a
30	1	2,86 ab	27,22 a	5,54 c
	2	2,66 b	25,53 ab	5,55 c
	3	3,15 a	22,85 abc	7,84 a
	4	2,62 b	18,75 c	2,93 d
	5	2,54 a	22,35 bc	6,22 b
40	1	2,32 a	24,26 a	5,43 c
	2	1,52 c	25,04 a	5,22 c
	3	1,84 b	22,68 ab	7,46 a
	4	1,08 d	20,83 b	2,96 d
	5	1,39 c	23,03 ab	6,04 b
50	1	1,76 a	25,24 a	5,23 c
	2	1,50 b	26,81 a	5,41 c
	3	1,66 a	21,86 ab	7,85 a
	4	1,30 c	18,88 b	3,15 d
	5	1,00 d	24,54 a	6,30 b

Em *Gouania*, de forma geral, não se observaram modificações do diâmetro do caule entre as diferentes condições da DFF e razão do vermelho/vermelho extremo (Tabela 4). As respostas de alteração da espessura do caule ficaram mais evidentes a partir dos 30 dias. Neste período, verificou-se que as plantas sob 1,8% da DFF, independente da alteração da qualidade espectral, apresentaram menor diâmetro do caule quando comparadas às plantas controle. Aos 60 dias plantas sob 9% da DFF e baixo V/VE exibiram maior diâmetro do caule.

Com relação ao alongamento do entrenó, existe um efeito promotor, provocado pela diminuição na razão V/VE, principalmente sob condições de 1,8% da DFF. As plantas mantidas no tratamento 5 apresentaram entrenós mais longos quando comparadas às plantas do tratamento 4. O sombreamento ocasionou aumento do comprimento do pecíolo, mas em condições de 9% da DFF não se verificou efeito da alteração da qualidade espectral. Assim como no alongamento do entrenó, observou-se diferença do comprimento do pecíolo entre os tratamentos com 1,8% da DFF (tratamentos 4 e 5).

Tabela 4. Diâmetro do caule (Φ = mm), comprimento do entrenó (ENTR = cm) e pecíolo (PEC = cm) em plantas de *Gouania*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% da DFF e 0,37 V/VE. Letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos	Φ	ENTR	PEC
15	1	0,70 ab	0,22 bc	0,20 b
	2	0,67 abc	0,28 ab	0,32 a
	3	0,76 a	0,31 a	0,28 a
	4	0,52 c	0,16 c	0,17 b
	5	0,57 bc	0,32 a	0,29 a
30	1	0,76 a	0,12 c	0,20 b
	2	0,64 ab	0,22 b	0,28 a
	3	0,68 ab	0,31 a	0,34 a
	4	0,55 b	0,14 c	0,12 c
	5	0,58 b	0,31 a	0,28 a
45	1	0,89 a	0,28 cd	0,34 cb
	2	0,88 a	0,61 a	0,58 a
	3	1,01 a	0,46 b	0,66 a
	4	0,54 b	0,22 d	0,22 c
	5	0,64 b	0,40 cb	0,40 b
60	1	-	-	-
	2	0,78 b	0,82 a	0,56 b
	3	1,13 a	0,71 a	0,74 a
	4	0,52 c	0,23 b	0,28 c
	5	-	-	-

4.1.3 Matéria seca do caule, folhas e raiz; razão raiz/parte aérea e robustez do caule

Plantas de *Canavalia* produziram significativamente mais biomassa de caule, folhas e raiz em condições de alta irradiância e alto V/VE, embora se tenha notado um efeito da redução da razão V/VE, tanto em condições de 9 quanto em 1,8% da DFF, sobre a produção de biomassa do caule (Tabela 5). Verificou-se que até os 40 dias a alteração da razão V/VE promoveu aumento da biomassa do caule, quando comparou-se os tratamentos com DFF iguais. Aos 50 dias o efeito da redução do V/VE é verificado apenas nos tratamentos 4 e 5. Quanto à produção de biomassa das folhas em *Canavalia*, verificou-se um efeito dos diferentes tipos de sombreamento principalmente aos 15 e 30 dias de crescimento. Em condições de 9% da DFF e reduzida razão V/VE (tratamento 3) as plantas produziram mais biomassa nas folhas que aquelas de similar DFF e alto V/VE e ainda, tanto quanto as plantas controle. Aos 40 dias não houve efeito dos diferentes tipos de sombreamento (comparando-se plantas com mesma DFF e com diferente razão V/VE) sobre a produção de biomassa das folhas, e aos 50 dias verificou-se novamente que as plantas sob o sombreamento com alteração da qualidade espectral apresentaram aumento da biomassa das folhas.

Com relação à produção da biomassa da raiz, de maneira geral, observou-se uma diminuição da sua massa seca com o aumento do nível do sombreamento. Contudo, vale salientar que, em condições de 9% da DFF e baixo V/VE, as plantas de *Canavalia* produziram mais massa seca para raiz, em relação àquelas mantidas em similar DFF e alto V/VE. Considerando o direcionamento de fotossintatos entre a raiz e a parte aérea, de forma geral o sombreamento de ambos os tipos acarretou uma diminuição desta razão; todavia, aos 40 e 50 dias em condições de 9% de DFF e baixo V/VE observou-se um aumento da razão raiz/parte aérea em relação às plantas em equivalente DFF e alto V/VE. E finalmente, observou-se que a diminuição dos comprimentos de onda na região do vermelho não acarretou maior estiolamento das plantas, o que pode ser avaliado pela robustez do caule.

Tabela 5. Matéria do caule (C), folhas (F), raiz (R), razão raiz /parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) em mg cm^{-1} em plantas de *Canavalia*, mantidas sob diferentes condições de densidade de fluxo de fotóns (DFF) e razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. Letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos	Matéria Seca (g)				
		C	F	R	R/PA	ROB
15	1	0,40 a	0,64 a	0,25 a	0,24 a	4,94 a
	2	0,27 c	0,47 b	0,11 b	0,15 b	3,19 b
	3	0,34 b	0,58 a	0,13 b	0,14 b	4,63 a
	4	0,10 e	0,24 c	0,05 c	0,15 b	2,37 c
	5	0,18 d	0,31 c	0,06 c	0,12 b	2,38 c
30	1	0,78 a	1,03 a	0,36 a	0,20 a	7,40 a
	2	0,44 c	0,69 b	0,12 c	0,10 cb	3,87 b
	3	0,63 b	0,95 a	0,19 b	0,12 b	6,74 a
	4	0,15 e	0,30 d	0,04 d	0,10 cb	1,61 d
	5	0,27 d	0,46 c	0,06 d	0,08 c	3,07 c
40	1	0,96 a	1,29 a	0,48 a	0,21 a	9,03 a
	2	0,64 c	0,99 b	0,17 c	0,11 c	5,46 b
	3	0,81 b	1,09 b	0,29 b	0,15 b	8,64 a
	4	0,21 c	0,41 c	0,05 d	0,08 c	1,98 d
	5	0,35 d	0,56 c	0,08 d	0,09 c	4,01 c
50	1	1,00 a	1,31 a	0,66 a	0,29 a	9,81 a
	2	0,79 b	1,07 b	0,25 c	0,13 c	6,76 b
	3	0,93 ab	1,26 a	0,44 b	0,20 b	10,48 a
	4	0,25 d	0,45 d	0,05 d	0,07 d	2,22 d
	5	0,44 c	0,67 c	0,11 d	0,10 cd	5,11 c

Observou-se em *Gouania*, que durante a fase inicial de seu crescimento, praticamente não há alteração do padrão de biomassa para os diferentes órgãos (caule, folhas e raiz) entre os diferentes tipos de sombreamento, exceto no tratamento 4, onde as plantas produziram menos biomassa quando comparadas com as demais. Portanto, a alteração da qualidade espectral

junto à redução da DFF em 9% não afetou o padrão de produção de biomassa nesta fase (Tabela 6). Aos 45 dias, percebe-se que em radiação de 9% com alteração da razão V/VE, houve um aumento da biomassa das folhas equivalente às plantas mantidas em condições controle (tratamento 1).

Interessante observar que aos 45 dias houve uma promoção significativamente maior de biomassa do caule das plantas mantidas em sombreamento de 9% da DFF e com modificação da razão V/VE, em relação aos demais tratamentos. Verificou-se também neste mesmo período, que em condições de 9% da DFF e 0,37 V/VE, a massa seca das folhas não diferiu estatisticamente das plantas controle.

Com relação ao investimento de biomassa para o sistema radicular, de maneira geral, não houve diferenças entre as plantas mantidas em diferentes condições da DFF com ou sem alteração da qualidade espectral, exceto aos 45 dias quando os tratamentos com 9% da DFF são comparados entre si.

Ao contrário do que se conhece na literatura a respeito do crescimento entre a raiz e parte aérea para plantas heliófitas, em *Gouania* a redução da DFF bem como da razão V/VE não acarretou redução da razão raiz/parte aérea. Observou-se ainda que até 45 dias, as plântulas crescidas em ambiente com DFF de 1,8% e 1,10 da razão V/VE apresentaram razão raiz/parte aérea semelhante às plântulas controle.

Na fase inicial do seu crescimento, plântulas de *Gouania* não mostraram diferenças com relação à robustez do caule, ou seja, praticamente estas plantas não exibiram estiolamento quando submetidas a diferentes condições da DFF e da razão V/VE. As respostas de alteração da espessura do caule ficaram mais evidentes a partir dos 30 dias: comparando-se as plântulas em 9% da DFF (tratamentos 2 e 3) verifica-se que a redução do V/VE ocasionou aumento da robustez do caule (Tabela 6).

Tabela 6. Matéria seca de caule (C), folhas (F), raiz (R), razão raiz /parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) em mg cm⁻¹ em plantas de *Gouania*, mantidas sob diferentes condições de densidade de fluxo de fótons (DFF) e da razão do vermelho/vermelho extremo (V/VE). Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% da DFF e 0,37 V/VE. Letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos	Matéria Seca (mg)				
		C	F	R	R/PA	ROB
15	1	2,00 a	4,60 a	2,80a	0,36 ab	1,29 a
	2	1,80 a	4,80 a	2,20 ab	0,29 b	0,88 b
	3	1,90 a	5,20 a	2,60 ab	0,32 ab	0,82 b
	4	1,30 b	2,10 b	2,00 b	0,41 a	0,99 ab
	5	2,10 a	3,70 ab	2,30 ab	0,31 b	1,08 ab
30	1	2,70 ab	9,10 a	7,10 a	0,60 a	1,30 a
	2	1,90 bc	8,30 ab	3,20 bc	0,35 b	0,72 c
	3	3,00 a	11,80 a	4,80 b	0,35 b	1,04 b
	4	0,60 d	2,20 c	1,50 c	0,44 ab	0,42 d
	5	1,10 dc	4,90 bc	1,70 c	0,27 b	0,50 cd
45	1	5,90 b	22,40 ab	9,90 a	0,37 a	2,02 a
	2	4,90 b	18,30 cb	4,10 b	0,18 b	1,21 b
	3	8,30 a	32,10 a	8,90 a	0,23 b	2,07 a
	4	2,10 c	4,30 d	2,70 b	0,33 a	1,15 b
	5	3,80 cb	10,90 cd	3,70 b	0,23 b	1,35 b
60	1	-	-	-	-	-
	2	7,80 b	29,50 b	6,20 b	0,16 b	1,52 b
	3	17,20 a	80,50 a	17,80 a	0,18 b	2,72 a
	4	2,2 b	6,40 b	2,40 b	0,25 a	1,03 b
	5	-	-	-	-	-

4.1.4 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR)

Em *Canavalia* observou-se que a redução da DFF (tratamento 4) promoveu aumento da área foliar específica praticamente durante todo o período de desenvolvimento (Tabela 7).

Verificou-se, também, que existe um progressivo aumento da área foliar específica com o aumento do nível do sombreamento, no entanto quando o sombreamento apresenta redução nos comprimentos de onda na região do vermelho, verificou-se que as plantas apresentaram os menores valores da AFE em relação às plantas mantidas em sombreamento neutro (similar DFF e alta razão V/VE).

Também, as plantas mantidas sob a redução da densidade do fluxo de fótons em torno de 1,8% da DFF mostraram os maiores valores da razão de área foliar. Notou-se ainda que a alteração da qualidade espectral não acarretou aumento da RAF comparando-se com plantas mantidas em similar DFF, sem alteração da razão V/VE.

De forma geral, as condições de redução da DFF a níveis de 9 e 1,8% da irradiância, com ou sem alteração da qualidade espectral, promoveram alocação para o caule nas plantas de *Canavalia* semelhante às plantas controle (Tabela 7). Ademais, comparando-se os tratamentos 4 e 5 notou-se que existe uma promoção do caule para plantas mantidas em condições de baixo V/VE. Com relação à alocação para as folhas (RMF), o padrão inverteu-se, ou seja, verificou-se que houve um aumento significativo em sombreamento de 1,8% da DFF mas, sem alteração dos comprimentos de onda na região do vermelho e vermelho extremo.

Aos 15 e 30 dias de crescimento tanto as plantas sob sombreamento neutro quanto aquelas mantidas em sombreamento com alteração da qualidade espectral apresentaram menor razão da massa seca da raiz. Porém, aos 40 e 50 dias houve um pequeno aumento da alocação para o sistema radicular comparando-se as plantas em similar DFF e com alto e baixo V/VE (tratamentos 2 e 3).

Tabela 7. Área foliar específica (AFE), razão da área foliar (RAF) e razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Canavalia* mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão V/VE. Tratamentos (TRAT): 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3= 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. Letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	TRAT	AFE (cm ² g ⁻¹)	RAF (cm ² g ⁻¹)	RMC	RMF	RMR
15	1	270,13 e	133,83 e	0,31 a	0,49 c	0,19 a
	2	432,96 c	238,61 c	0,32 a	0,55 b	0,12 b
	3	396,27 d	217,48 d	0,32 a	0,55 b	0,12 b
	4	664,44 a	407,03 a	0,25 b	0,61 a	0,13 b
	5	611,78 b	346,12 b	0,32 a	0,56 b	0,10 b
30	1	236,72 d	111,97 e	0,36 a	0,47 d	0,17 a
	2	497,02 b	274,93 c	0,35 a	0,55 c	0,09 bc
	3	343,43 c	183,18 d	0,36 a	0,53 c	0,11 b
	4	672,43 a	405,91 a	0,30 b	0,60 a	0,08 c
	5	656,06 a	378,05 b	0,35 a	0,57 b	0,07 c
40	1	222,72 e	104,33 e	0,35 a	0,47 d	0,17 a
	2	396,47 c	216,89 c	0,35 a	0,55 b	0,10 c
	3	317,96 d	157,99 d	0,37 a	0,49 c	0,13 b
	4	627,85 a	381,15 a	0,31 b	0,61 a	0,07 d
	5	567,78 b	319,29 b	0,35 a	0,56 b	0,08 cd
50	1	241,45 e	106,25 e	0,33 bc	0,44 e	0,22 a
	2	390,40 c	197,78 c	0,37 a	0,50 c	0,12 c
	3	283,32 d	135,45 d	0,35 ab	0,48 d	0,17 b
	4	632,04 a	381,31 a	0,32 c	0,60 a	0,07 d
	5	497,44 b	273,02 b	0,36 ab	0,55 b	0,09 d

Em *Gouania*, verificou-se que na fase inicial do seu desenvolvimento não houve modificação da área foliar específica entre os diferentes tipos de sombreamento (Tabela 8). Porém, aos 30 dias notou-se que o aumento do nível do sombreamento em 1,8% da DFF resultou em plântulas com maior área foliar específica. Com relação à razão da área foliar, plântulas em condições de 9% da DFF (tratamento 2) exibiram a maior razão e aos 30 e 45 dias os maiores valores são verificados entre os tratamentos 2 e 5. Observou-se também, neste

mesmo período, um efeito inibitório da alteração da qualidade espectral sobre a RAF, ou seja, sob 9% da DFF, plantas crescidas em baixa razão V/VE apresentaram menor RAF quando comparadas àquelas crescidas em 9% da DFF e 1,10 V/VE. Um padrão inverso é observado quando os tratamentos 4 e 5 são comparados.

Considerando o padrão de alocação para os diferentes órgãos de *Gouania*, de forma geral verificou-se que não houve maior alocação para o caule nos diferentes tipos de sombreamento (neutro e com alteração da qualidade espectral). Porém notou-se aos 15 dias, que as plantas mantidas em densidade muito baixa da DFF (1,8%) e com baixo V/VE apresentaram alocação para o caule significativamente maior quando comparadas com as plantas dos tratamentos 2 e 3. Aos 45 dias, plantas dos tratamentos 4 e 5 apresentaram maior alocação para o caule quando comparadas com as plantas controle.

Aos 15 dias de crescimento, o sombreamento acarretou uma maior alocação para as folhas, sendo este aumento evidente nos tratamentos 2 e 3. Aos 30 e 45 dias houve um efeito promotor da redução da razão V/VE sobre a RMF nos tratamentos com densidade de fótons muito baixa (1,8%).

Vale salientar que no início do desenvolvimento, plântulas de *Gouania* não mostraram uma diminuição da alocação para raiz com o aumento do nível do sombreamento. Os menores valores da razão de massa seca da raiz foram notados a partir dos 30 dias; ainda assim plântulas mantidas em densidade muito baixa de fótons (tratamento 4) exibiram uma alocação para o crescimento das raízes semelhante às plantas controle (Tabela 8).

Tabela 8. Área foliar específica (AFE), razão da área foliar (RAF) e razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Gouania*, mantidas sob diferentes condições da irradiância relativa e razão V/VE. Tratamentos (TRAT): 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. As letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	TRAT	AFE (cm ² g ⁻¹)	RAF (cm ² g ⁻¹)	RMC	RMF	RMR
15	1	219,70 b	87,07 c	0,19 ab	0,39 bc	0,26 ab
	2	614,62 a	285,46 a	0,18 b	0,47 a	0,22 b
	3	510,87 a	222,49 b	0,17 b	0,45 ab	0,24 ab
	4	601,42 a	175,98 b	0,18 ab	0,30 d	0,28 a
	5	541,87 a	188,74 b	0,21 a	0,36 dc	0,23 ab
30	1	352,17 c	160,34 d	0,14 a	0,44 b	0,35 a
	2	579,33 b	378,95 ab	0,14 a	0,55 a	0,24 bc
	3	461,39 bc	259,99 cd	0,15 a	0,56 a	0,25 bc
	4	768,54 a	320,23 bc	0,13 a	0,43 b	0,30 ab
	5	772,26 a	434,63 a	0,13 a	0,57 a	0,21 c
45	1	355,26 c	196,23 d	0,15 b	0,55 b	0,27 a
	2	629,57 a	400,27 a	0,17 ab	0,63 a	0,15 b
	3	485,35 b	304,40 bc	0,17 ab	0,62 a	0,18 b
	4	562,82 ab	240,40 cd	0,19 a	0,40 c	0,25 a
	5	645,83 a	341,32 ab	0,19 a	0,52 b	0,18 b
60	1	-	-	-	-	-
	2	627,95 b	406,69 a	0,17 a	0,65 a	0,14 b
	3	441,97 c	305,88 b	0,16 a	0,69 a	0,15 b
	4	714,71 a	356,38 ab	0,18 a	0,49 b	0,21 a
	5	-	-	-	-	-

* Nas razões RMC, RMF e RMR não foi considerada a massa seca dos cotilédones.

4.1.5 Taxas de crescimento relativo (TCR) e Taxas de Assimilação Líquida (TAL)

As diferenças das taxas de crescimento relativo foram observadas principalmente no início do desenvolvimento das plantas de *Canavalia*. Alterações na composição espectral promoveram aumento da TCR em plantas sob 9% da DFF e baixo V/VE (tratamento 3)

quando comparadas com plantas mantidas em 1,8% da DFF. Entre 15 a 30 dias de crescimento, plantas sob alteração da qualidade espectral com 9% da DFF (tratamento 3) exibiram significativamente maiores taxas de crescimento quando comparadas com aquelas crescidas em similar DFF sem alteração da qualidade espectral. A partir dos 30 dias, as plantas de *Canavalia* não apresentaram diferenças nas taxas de crescimento relativo, entre os respectivos tratamentos (Tabela 9).

Da mesma forma, as diferenças nas taxas de assimilação líquida em *Canavalia* foram verificadas nos períodos entre 0-15 e 15-30 dias. As maiores taxas são atingidas em condições de alta irradiância; todavia, no período entre 15 a 30 dias em ambiente com reduzida razão V/VE e 9% da DFF, verificou-se uma maior taxa de assimilação líquida quando se compara com as plantas em similar DFF e alto V/VE. Entre 40 a 50 dias de crescimento não se verificaram alterações das taxas de assimilação entre os diferentes tipos de sombreamento (Tabela 10).

Tabela 9. Taxa de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Canavalia*, mantidas em diferentes condições da DFF e razão V/VE. Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. As letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos				
	1	2	3	4	5
0-15	80,88 a	53,00 b	67,07 ab	0,42 d	22,78 c
15-30	33,94 ab	24,78 bc	40,86 a	16,47 c	25,74 bc
30-40	23,16 a	37,90 a	21,81 a	28,35 a	21,68 a
40-50	7,23 a	15,03 a	18,47 a	12,79 a	21,04 a

Tabela 10. Taxa de Assimilação Líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$) em plantas de *Canavalia*, mantidas em diferentes condições da DFF e razão V/VE. Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. As letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos				
	1	2	3	4	5
0-15	0,62 a	0,28 b	0,38 b	0,0004 c	0,103 c
15-30	0,28 a	0,09 c	0,17 b	0,04 c	0,07 c
30-40	0,21 a	0,15 ab	0,13 ab	0,073 b	0,063 b
40-50	0,07 a	0,07 a	0,12 a	0,035 a	0,07 a

Em *Gouania*, não se observaram diferenças significativas nas taxas de crescimento relativo no início dos tratamentos (até os 15 dias); contudo entre 15 a 30 dias verificou-se uma redução drástica das taxas de crescimento sob condições de 1,8% da DFF (Tabela 11). A partir dos 30 dias, plântulas de *Gouania* recuperaram suas taxas de crescimento mesmo em alto sombreamento (tratamentos 4 e 5). Com relação às taxas de assimilação líquida, na fase inicial do crescimento, em *Gouania* ocorre uma redução desta taxa em ambos os tipos de sombreamento. Assim como ocorreu para as taxas de crescimento relativo, houve uma redução das taxas de assimilação nos tratamentos 4 e 5. Aos 45 dias de crescimento, as plântulas de *Gouania* não mais exibiram diferenças significativas nas taxas de assimilação (Tabela 12).

Tabela 11. Taxa de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Gouania*, mantidas em diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. As letras comparam os tratamentos, (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos				
	1	2	3	4	5
0-15	51,06 a	45,6 ab	50,57 a	21,37 b	44,76 ab
15-30	36,33 a	19,65 ab	33,00 a	-21,01 c	-11,72 bc
30-45	40,31 a	46,44 a	61,50 a	49,45 a	58,73 a
45-60	-	27,38 ab	55,71 a	6,65 b	-

Tabela 12. Taxa de Assimilação Líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Gouania*, mantidas em diferentes condições de DFF e da razão V/VE. Tratamentos: 1 = 44% DFF e 1,10 V/VE; 2 = 9% DFF e 1,10 V/VE; 3 = 9% DFF e 0,37 V/VE; 4 = 1,8% DFF e 1,10 V/VE e 5 = 1,8% DFF e 0,37 V/VE. As letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade), n = 15.

Dias	Tratamentos				
	1	2	3	4	5
0-15	0,73 a	0,33 b	0,41 b	0,20 b	0,39 b
15-30	0,33 a	0,06 b	0,12 b	-0,08 c	-0,04 bc
30-45	0,23 a	0,12 a	0,22 a	0,21 a	0,16 a
45-60	-	0,06 ab	0,14 a	0,02 b	-

4.1.6 Efeito da redução da DFF e da alteração da qualidade espectral

Nas Tabelas 13 a 19 encontram-se os resultados da análise fatorial para os diversos parâmetros de crescimento avaliados no período de 15 a 60 dias. De forma geral, plantas de *Canavalia* e *Gouania* apresentaram poucas respostas de crescimento influenciadas unicamente pela redução da DFF ou pela razão V/VE. Quase todas as características foram afetadas pela intensidade de luz, embora as espécies tenham respondido também, à alteração da qualidade espectral. Quando os efeitos da reduzida razão V/VE são somados à redução da DFF (interação), observa-se que em *Canavalia*, as principais respostas são verificadas aos 30 dias

de crescimento, entre estas destacam-se, as alterações morfológicas como altura, diâmetro do caule, comprimento do pecíolo, área foliar e área foliar específica, bem como alterações devido à translocação de fotoassimilados (R/PA, RMC, RMR e RAF). O mesmo não foi observado em *Gouania* para o mesmo período, mas aos 45 dias as respostas de alterações morfológicas como alterações de translocação de fotoassimilados ficaram mais evidenciadas.

Tabela 13. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Canavalia* após 15 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	7,313ns	54,844****	57,149****
Número de Folhas	67,600****	48,400****	19,600****
Diâmetro do Caule	0,523ns	13,738****	0,523ns
Pecíolo	33,525****	0,867ns	0,273ns
Entrenó	1,220ns	22,777****	39,250****
Área foliar	12,974****	33,703****	0,140ns
Massa Seca Caule	66,492****	353,724****	0,466ns
Massa Seca Folhas	24,896****	207,086****	0,879ns
Massa Seca Raiz	3,304ns	73,636****	0,807ns
Massa Seca Total	33,714****	262,328****	0,328ns
Parte Aérea (PA)	39,800****	273,400****	0,164ns
R/PA	4,660*	0,879ns	2,678ns
RMF	15,653****	40,276****	13,202****
RMC	35,035****	25,162****	27,215****
RMR	4,110*	0,544ns	2,752ns
RAF	66,129****	867,277****	15,558****
AFE	31,038****	776,778****	0,990ns
ROB	20,140****	89,459****	19,340****

Tabela 14. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Canavalia* após 30 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	52,331****	46,176****	23,258****
Número de Folhas	11,485***	11,485***	11,485***
Diâmetro do Caule	6,103*	16,075****	11,850***
Pecíolo	357,459****	207,040****	11,328***
Entrenó	0,197ns	12,310****	9,194*
Área foliar	13,167****	53,691****	28,167****
Massa Seca Caule	84,145****	363,752****	3,418ns
Massa Seca Folhas	53,892****	236,754****	3,206ns
Massa Seca Raiz	30,091****	150,440****	11,628***
Massa Seca Total	65,124****	288,601****	4,738*
Parte Aérea (PA)	67,886****	296,199****	3,464ns
R/PA	0,114ns	15,986****	11,583***
RMF	18,664****	78,341****	0,699ns
RMC	21,211****	38,826****	16,514****
RMR	0,243ns	18,235****	13,056****
RAF	84,050****	623,734****	23,986****
AFE	83,644****	689,754****	54,529****
ROB	182,279****	339,577****	19,435****

Tabela 15. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Canavalia* após 40 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	195,735****	33,613****	5,112*
Número de Folhas	0,481ns	4,328*	6,466*
Diâmetro do Caule	32,655****	66,787****	0,004ns
Pecíolo	386,508****	185,146****	9,765**
Entrenó	0,009ns	5,348*	7,489***
Área foliar	0,499ns	58,613****	24,800****
Massa Seca Caule	73,202****	586,275****	0,421ns
Massa Seca Folhas	22,365****	426,328****	0,884ns
Massa Seca Raiz	51,179****	287,951****	18,961****
Massa Seca Total	51,149****	554,517****	0,349ns
Parte Aérea (PA)	44,178****	547,513****	0,100ns
R/PA	24,142****	84,591****	20,982****
RMF	108,389****	185,015****	0,331ns
RMC	33,034****	33,034****	6,825**
RMR	22,769****	82,984****	16,627****
RAF	134,267****	975,677****	0,081ns
AFE	64,140****	773,337****	1,135ns
ROB	182,566****	442,196****	8,847**

Tabela 16. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Canavalia* após 50 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	190,698****	4,282*	0,644ns
Número de Folhas	13,161****	0,328ns	1,786ns
Diâmetro do Caule	41,175****	135,924****	3,602ns
Pecíolo	164,962****	76,858****	2,639ns
Entrenó	0,054ns	2,951ns	11,999***
Área foliar	0,358ns	34,955****	18,477****
Massa Seca Caule	41,033****	397,806****	1,099ns
Massa Seca Folhas	36,112****	327,456****	0,278ns
Massa Seca Raiz	80,300****	372,623****	21,345****
Massa Seca Total	58,943****	472,394****	0,085ns
Parte Aérea (PA)	43,172****	403,647****	0,644ns
R/PA	47,417****	150,708****	10,048**
RMF	59,787****	245,009****	6,240*
RMC	1,204ns	11,535***	17,039****
RMR	51,88****	149,454****	7,341**
RAF	127,267****	450,751****	9,236**
AFE	107,656****	382,834****	1,396ns
ROB	174,630****	392,681****	2,672ns

Tabela 17. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Gouania* após 15 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p< 0,01; *** p< 0,001; **** p< 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	19,326****	38,414****	6,362*
Número de Folhas	7,609**	36,826****	10,957**
Diâmetro do Caule	3,153ns	19,707****	0,284ns
Pecíolo	6,566*	23,930****	33,915****
Entrenó	28,289****	9,237**	11,691***
Área foliar	0,538ns	40,026****	9,373**
Massa Seca Caule	18,751****	2,615ns	12,457****
Massa Seca Folhas	7,741**	36,775****	2,567ns
Massa Seca Raiz	4,523*	2,253ns	0,013ns
Massa Seca Total	13,073****	15,388****	3,241ns
Parte Aérea (PA)	12,069***	16,446****	4,604*
R/PA	2,007ns	5,064*	8,452**
RMF	1,699ns	63,764****	5,770*
RMC	2,406ns	7,79**	4,339*
RMR	1,722ns	5,334*	7,451**
RAF	2,903ns	23,613****	6,601*
AFE	2,206ns	0,024ns	0,155ns
ROB	0,082ns	9,305**	1,522ns

Tabela 18. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Gouania* após 30 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	14,866****	63,893****	6,769*
Número de Folhas	6,776*	29,624****	4,536*
Diâmetro do Caule	1,496ns	9,016**	0,012ns
Pecíolo	38,351****	33,972****	8,493**
Entrenó	32,717****	10,845**	0,751ns
Área foliar	5,062*	23,159****	2,426ns
Massa Seca Caule	13,706****	57,070****	1,990ns
Massa Seca Folhas	9,431**	41,807****	0,156ns
Massa Seca Raiz	8,311**	59,290****	4,502*
Massa Seca Total	10,009**	50,557****	0,740ns
Parte Aérea (PA)	9,398**	43,335****	0,247ns
R/PA	4,502*	0,011ns	3,979ns
RMF	8,806**	4,710*	7,004**
RMC	0,688ns	6,662*	0,076ns
RMR	4,129*	0,036ns	6,342*
RAF	0,006ns	3,954ns	16,022****
AFE	1,529ns	0,011ns	1,323ns
ROB	12,333***	55,178****	4,775*

Tabela 19. Resultados da análise fatorial para a comparação entre os efeitos da qualidade espectral (V/VE) e da densidade de fluxo de fótons (DFF) em *Gouania* após 45 dias de crescimento. Símbolos indicam: ns: não significativo; significativo em *p < 0,05; **p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001.

Parâmetro	V/VE	DFF	Interação
Altura	5,145*	71,709****	9,377**
Número de Folhas	9,904**	89,135****	9,904**
Diâmetro do Caule	4,559*	45,999****	0,063ns
Pecíolo	13,286****	73,371****	2,126ns
Entrenó	0,139ns	40,059****	21,658****
Área foliar	11,963***	49,581****	0,049ns
Massa Seca Caule	22,402****	46,839****	2,259ns
Massa Seca Folhas	18,672****	56,065****	2,392ns
Massa Seca Raiz	23,618****	30,494****	9,833**
Massa Seca Total	21,070****	47,951****	3,343ns
Parte Aérea (PA)	19,448****	49,412****	2,271ns
R/PA	2,524ns	22,871****	20,543****
RMF	12,001***	108,181****	16,442****
RMC	0,264ns	10,603**	0,264ns
RMR	2,159ns	23,668****	20,598****
RAF	0,020ns	11,727***	30,043****
AFE	1,795ns	4,210*	24,737****
ROB	21,678****	11,867***	8,283**

Nas Figuras 3 a 12 encontram-se de forma mais detalhada as respostas de alterações morfológicas e de alocação de fotossintatos sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE em plantas de *Canavalia* e *Gouania*. Como pode ser observado, aos 15 dias, plantas de *Canavalia* foram maiores, apresentaram maior número de folhas e maior comprimento do entrenó em condições de 1,8% da DFF e com alteração da qualidade espectral (Figura 3).

Nota-se também que, o efeito da alteração da densidade de fluxo de fótons e da razão V/VE sobre o comprimento do pecíolo é observada entre 30 e 40 dias (Tabelas 14 e 15). Neste caso existe um efeito promotor sobre o comprimento do pecíolo quando o sombreamento é somado à alteração V/VE (Figura 4). A alocação de fotossintatos para o caule foi maior e a alocação de fotossintatos para folhas foi menor nas plantas sob sombreamento de 1,8% da DFF e com alteração da qualidade espectral (Figura 5). A razão de área foliar também é alterada; a diminuição da DFF promoveu aumento da RAF, mas a alteração da qualidade espectral acarretou em efeito oposto sobre este parâmetro (Figura 6). Também, plantas de *Canavalia* ficaram mais estioladas em sombreamento de 1,8% e neste caso não houve efeito da alteração da qualidade espectral. A alteração da qualidade espectral em 10% da DFF ocasionou aumento da robustez, sendo que as plantas neste tratamento tornaram-se mais espessas (Figura 7).

Em *Gouania* as plantas mantidas sob 1,8% da DFF forma menores, apresentaram menor número de folhas e menor comprimento do entrenó, mas a alteração da qualidade espectral resultou em aumento destas medidas em 1,8% da DFF (Figura 8). Aos 15 dias, plantas de *Gouania* apresentaram menor razão de massa seca foliar sob 1,8% da DFF e um aumento para caule e raízes. O sombreamento com alteração da razão V/VE promoveu em 1,8% da DFF aumento da alocação para o caule e diminuição para as raízes (Figura 9). Aos 45 dias plantas sob 1,8% da DFF e com alteração da qualidade espectral mostraram maior direcionamento de fotossintatos para as folhas e menor para as raízes (Figura 10). O efeito da interação entre DFF e V/VE sobre a RMC não é significativa aos 45 dias. O sombreamento com alteração da qualidade espectral ocasionou uma redução da RAF em 10% e aumento em 1,8% da DFF e de forma oposta, a AFE sofreu alterações apenas em 10% da DFF com alteração da qualidade espectral (Figura 11). Sombreamento mais baixo (1,8% da DFF) ocasionou diminuição da robustez nas plantas de *Gouania*, independente da alteração da qualidade espectral. A promoção do aumento da robustez foi verificada em 10% da DFF com alteração da razão V/VE (Figura 12).

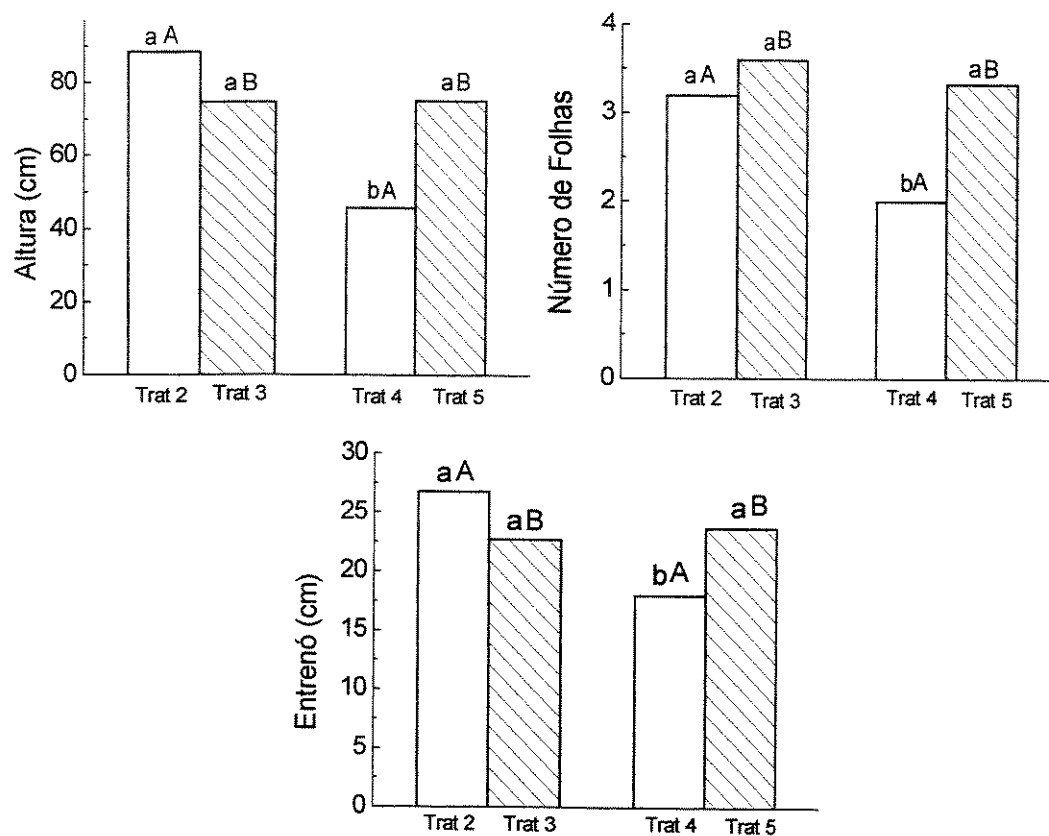


Figura 3. Altura, número de folhas e comprimento do entrenó em plantas de *Canavalia* após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras com hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

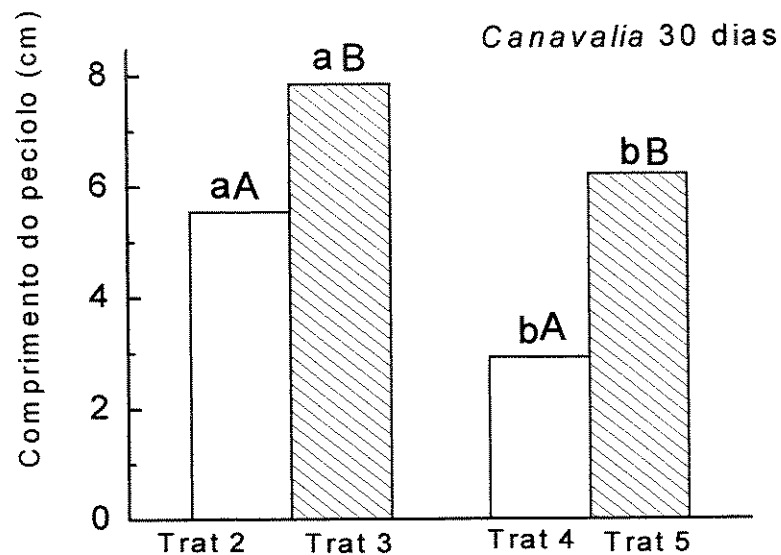


Figura 4. Comprimento do pecíolo em plantas de *Canavalia* após 30 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

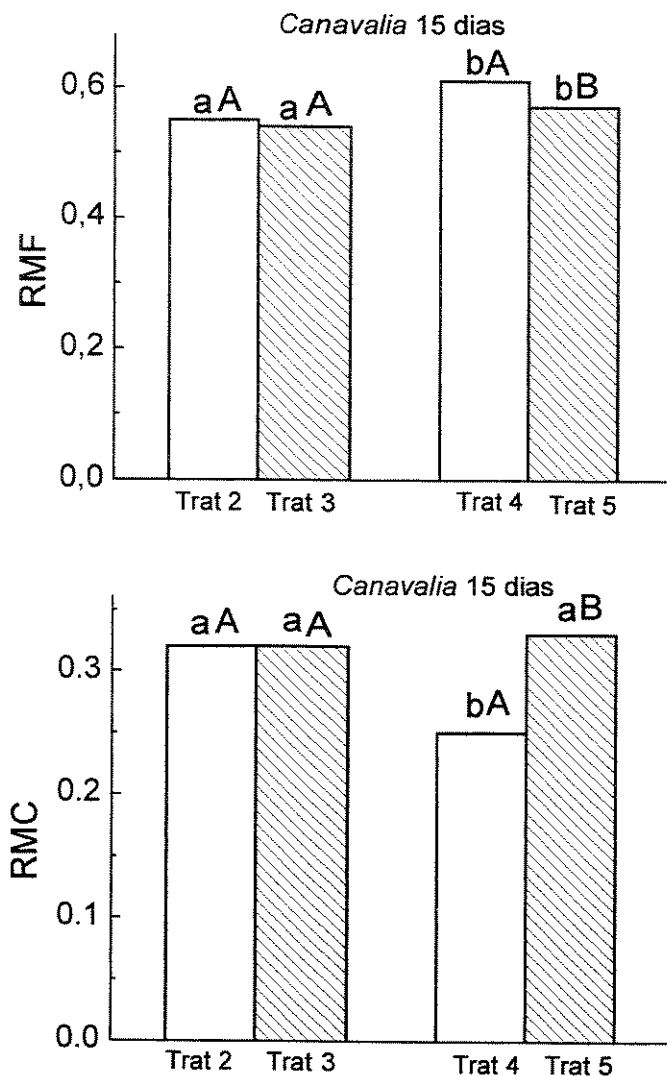


Figura 5. Razão de massa foliar (RMF) e razão de massa do caule (RMC) em plantas de *Canavalia* após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

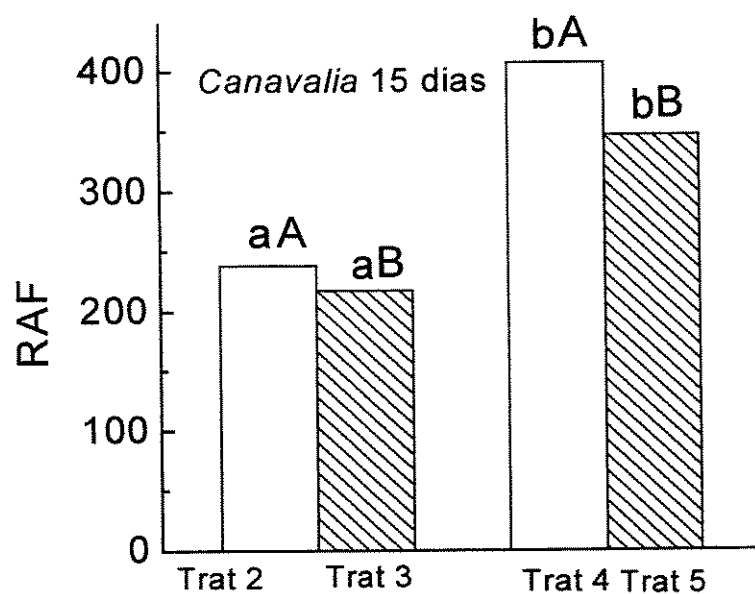


Figura 6. Razão de área foliar (RAF) em plantas de *Canavalia* após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

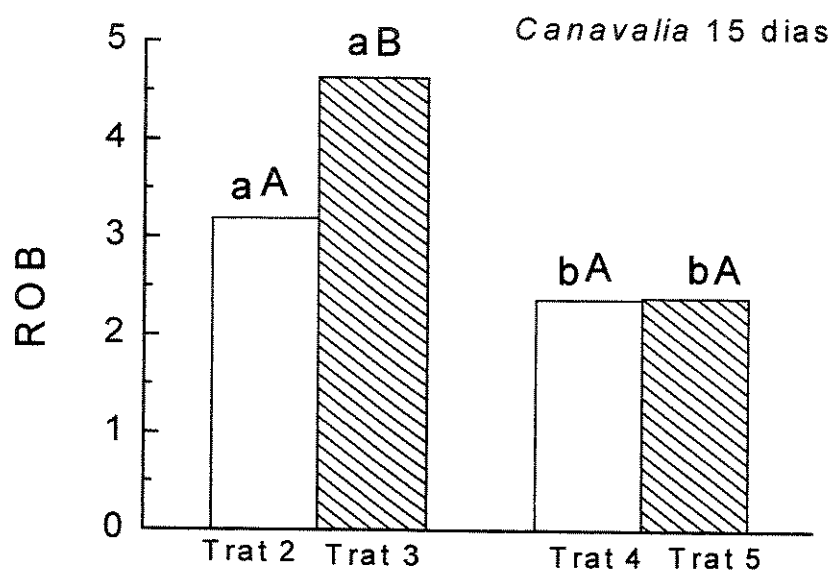


Figura 7. Robustez do caule (mg cm^{-1}) ROB em plantas de *Canavalia* após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

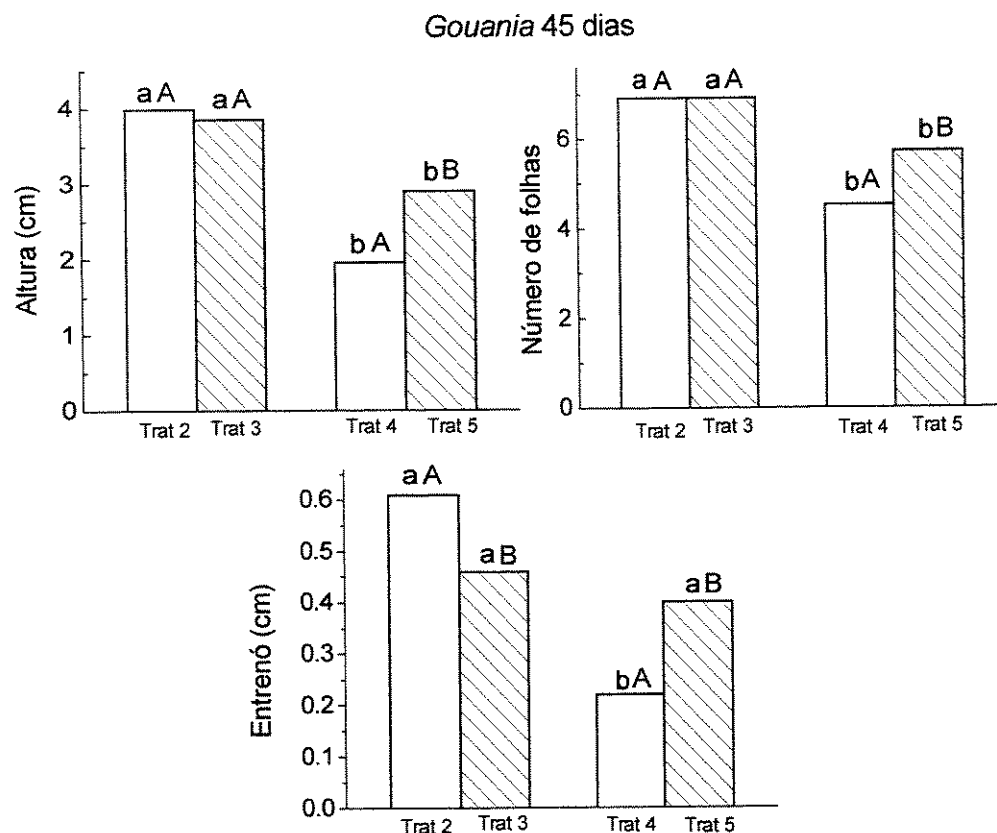


Figura 8. Altura, número de folhas e comprimento do entrenó em plantas de *Gouania* após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

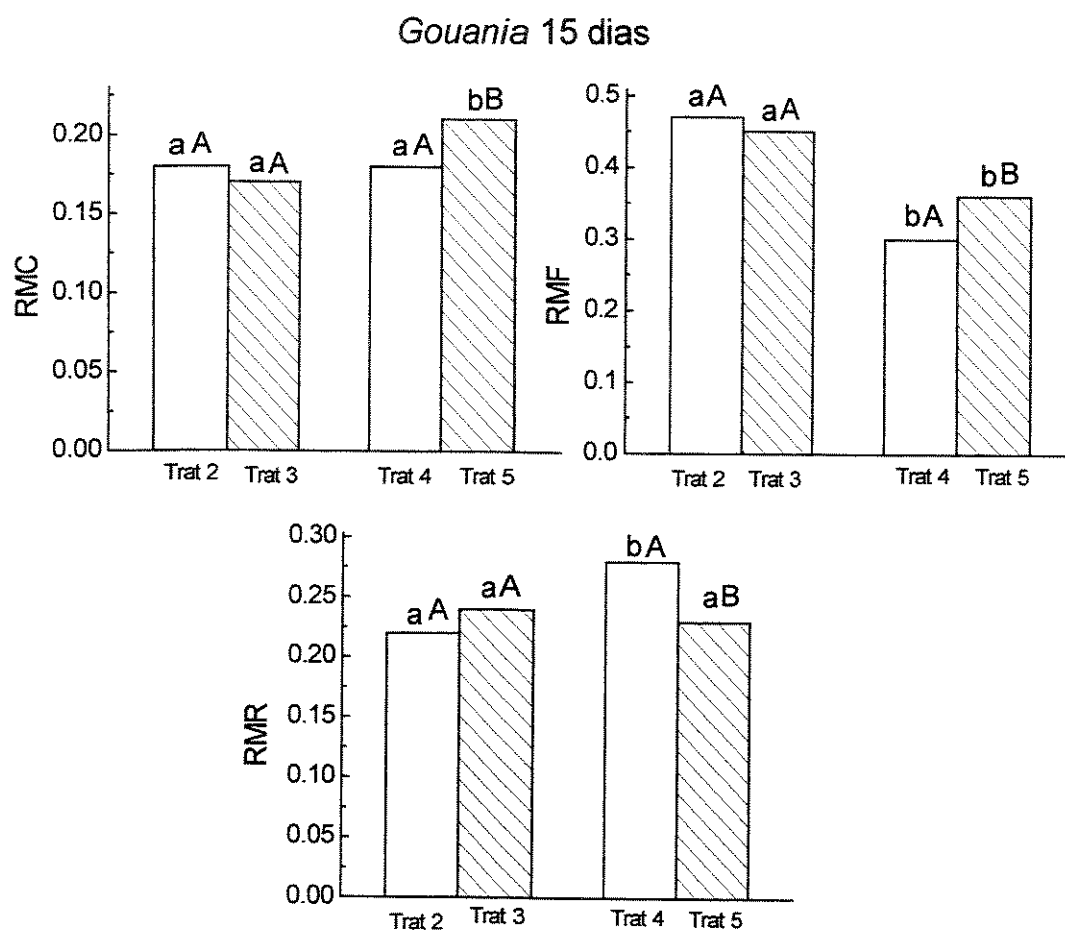


Figura 9. Razões de massa do caule (RMC), de massa foliar (RMC) e da massa da raiz (RMR) em plantas de *Gouania* após 15 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

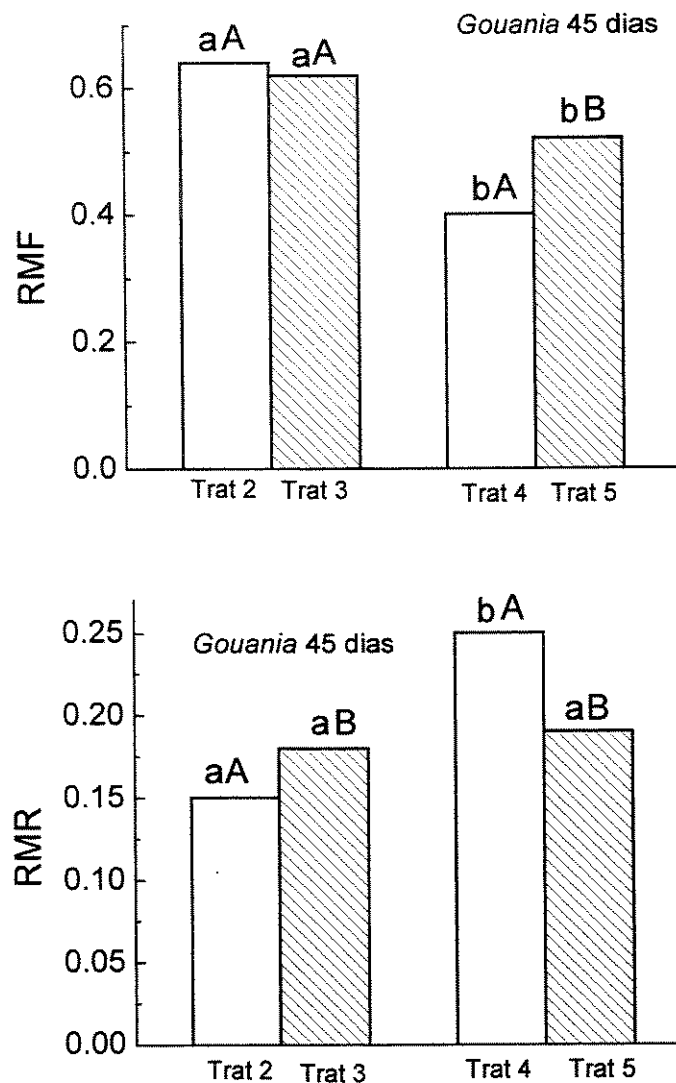


Figura 10. Razões de massa foliar (RMF) e da massa da raiz (RMR) em plantas de *Gouania* após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

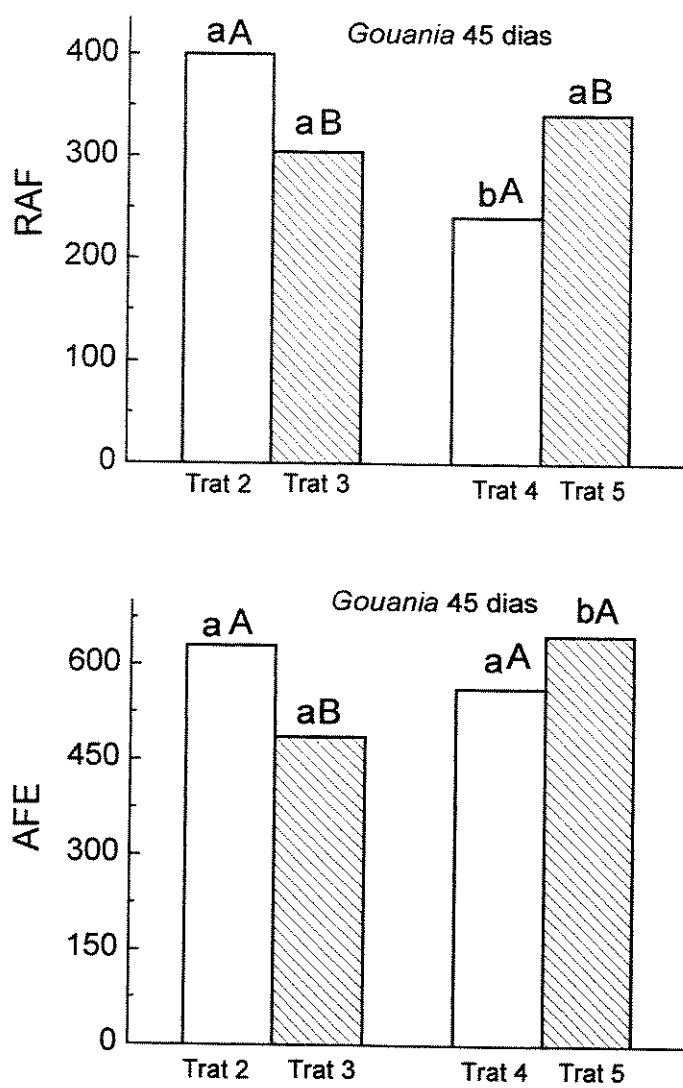


Figura 11. Razão de área foliar (RAF) e área foliar específica (AFE) em plantas de *Gouania* após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

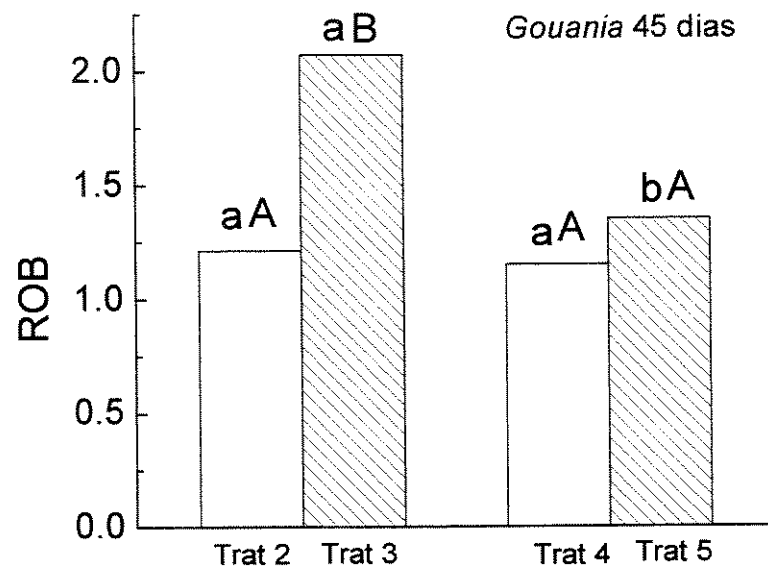


Figura 12. Robustez do caule (ROB) em plantas de *Gouania* após 45 dias de crescimento nas diferentes condições da DFF e da razão V/VE. Barras vazias: sombreamento neutro; barras hachuradas, sombreamento com alteração da qualidade espectral. Letras minúsculas comparam as DFF e letras maiúsculas comparam as razões V/VE.

Trat 2 = Tratamento 2: 9% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 3 = Tratamento 3: 9% DFF e 0,37 V/VE;

Trat 4 = Tratamento 4: 1,8% DFF e 1,10 V/VE;

Trat 5 = Tratamento 5: 1,8% DFF e 0,37 V/VE.

4.2. Crescimento sob condições naturais de sombreamento

Crescimento em clareira pequena e sub-bosque (experimento 1)

4.2.1 Altura, número de folhas e área foliar

De forma geral, o sombreamento natural não acarretou diferenças do crescimento em altura nas plantas de *Canavalia*, exceto aos 30 e 40 dias (Figura 13). A produção de folhas não foi afetada, mas aos 30 dias, as plantas crescidas sob condições de sub-bosque apresentaram menor número de folhas quando comparadas às plantas da clareira. Aos 50 dias, plantas de *Canavalia* tinham mais folhas sob condições de sombreamento quando comparadas com as plantas da clareira (Figura 14).

Do mesmo modo, o sombreamento não acarretou uma diminuição da área foliar quando comparada com as plantas da clareira, exceto aos 30 e 40 dias. A redução da área foliar verificada entre as plantas da clareira provavelmente se deva ao fato destas terem sofrido danos causados por predação (Figura 15).

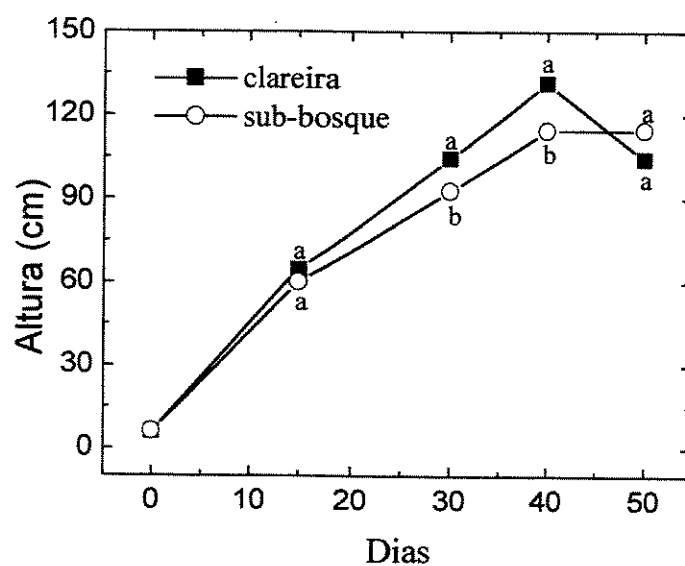


Figura 13. Crescimento em altura das plantas de *Canavalia*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

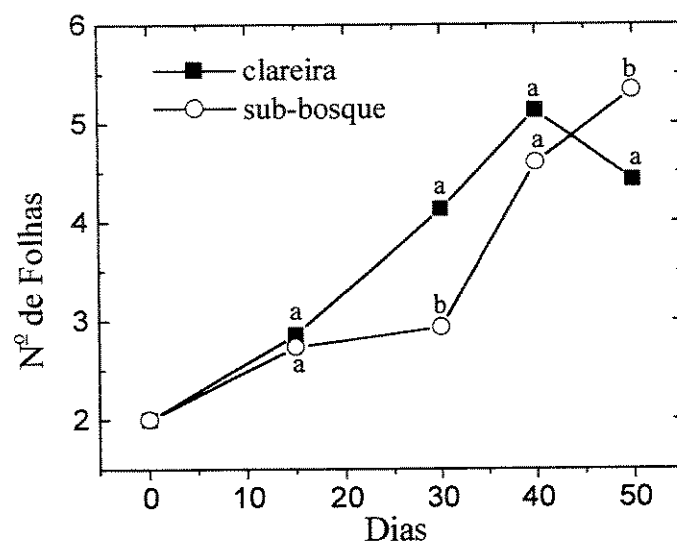


Figura 14. Número de folhas em plantas de *Canavalia*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

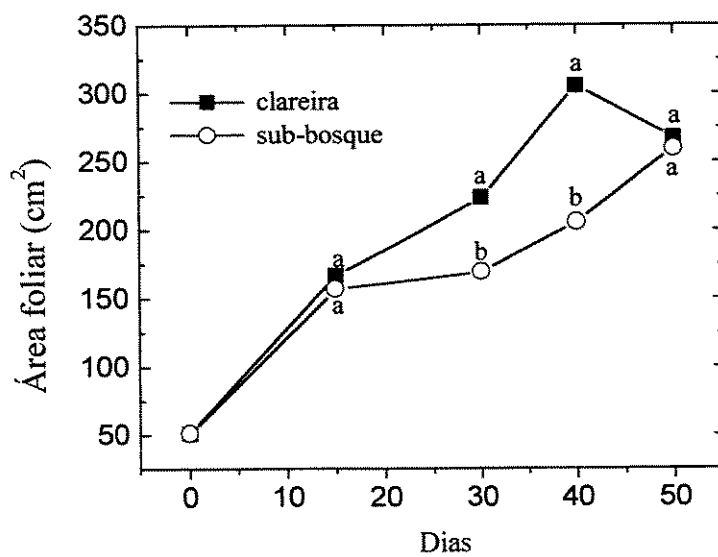


Figura 15. Área foliar em plantas de *Canavalia*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Em *Gouania* notou-se que condições de mais alta irradiância, encontradas na clareira, promoveram o crescimento em altura, principalmente depois dos 30 dias. O sombreamento natural, por sua vez ocasionou uma redução significativa da altura para esta espécie. Além disso, verificou-se que houve pouco incremento em altura durante o desenvolvimento de *Gouania* mantida no sub-bosque (Figura 16). Da mesma forma, maior número de folhas foi encontrado para as plantas da clareira; ainda assim, apesar de significativamente menor, no sub-bosque, plântulas de *Gouania* conseguiram produzir em média 5 folhas (Figura 17). Plântulas de *Gouania* não exibiram diferenças de área foliar entre os tratamentos de clareira e sub-bosque até os 30 dias. Depois desse período, condições de clareira estimularam o aumento da área foliar, enquanto que no sub-bosque foi observado um aumento muito pequeno em relação à área inicial (Figura 18).

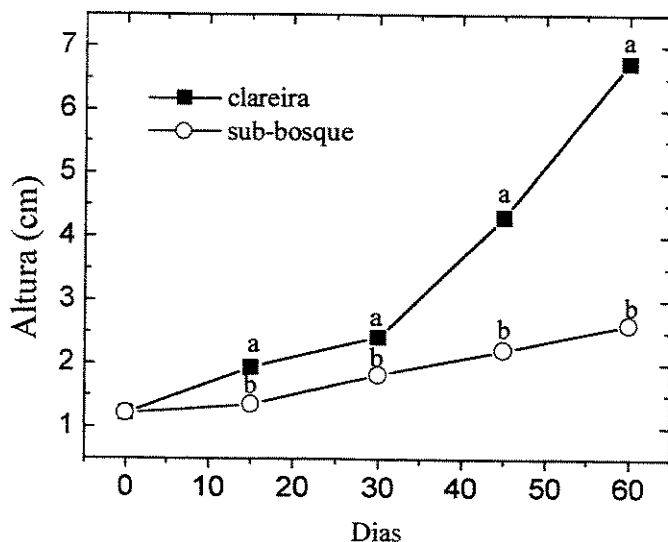


Figura 16. Crescimento em altura em plântulas de *Gouania*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque, entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

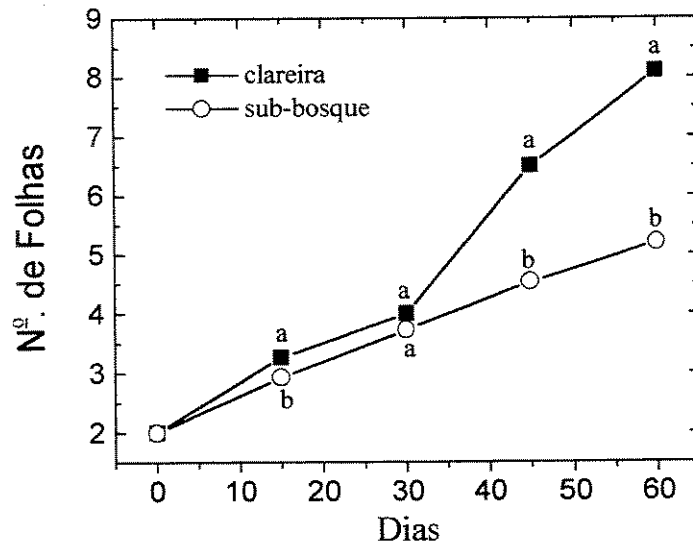


Figura 17. Número de folhas em plantas de *Gouania*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

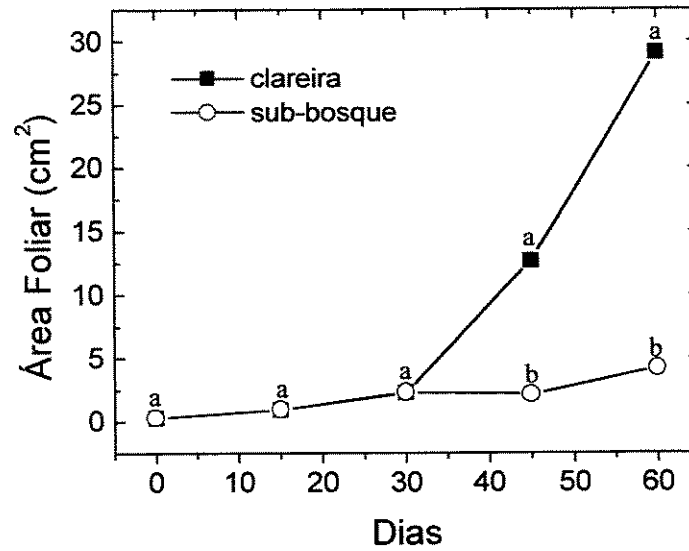


Figura 18. Área foliar em plantas de *Gouania*, mantidas em condições de clareira e sub-bosque entre outubro a dezembro de 1999. As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

4.2.2 Diâmetro do caule, comprimento do entrenó e do pecíolo, massa seca de caule, folhas e raiz, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB).

Considerando que no interior da mata existe uma forte redução da quantidade de fluxo de fótons bem como uma alteração dos comprimentos de onda na região do vermelho, seria esperado que as plântulas apresentassem alongamento dos entrenós e aumento do comprimento do pecíolo. No entanto, esta resposta não foi verificada em *Canavalia* (Tabela 20). Verificou-se apenas que, aos 15 dias, plantas do sub-bosque apresentaram pecíolos mais longos; depois desse período foram medidos os pecíolos de folhas que se formaram no sub-bosque e que não foram mais longos quando comparados com aqueles formados em clareira. Todavia, observou-se que no sub-bosque, as plantas apresentaram caules mais finos em relação às plantas da clareira, uma vez que o diâmetro do caule e a robustez foram significativamente menores nesta condição (Tabela 20).

A matéria seca do caule, folhas e raiz foram significativamente reduzidas em relação às plantas da clareira durante todo experimento. A razão entre a raiz e a parte aérea (R/PA) também foi reduzida sob o sombreamento natural, ou seja, plantas de *Canavalia* apresentaram um maior crescimento da parte aérea em detrimento das raízes nestas condições quando comparadas às plantas da clareira (Tabela 20).

Em *Gouania*, o sombreamento não acarretou em plantas com entrenós e pecíolos mais longos, ao final dos 40 e 50 dias (Tabela 21). Os caules das plantas mantidas no sub-bosque mostraram-se mais finos, com exceção dos dados de 30 dias.

De maneira geral, notou-se que as plantas de *Gouania* mantidas no sub-bosque apresentaram uma redução da biomassa do caule, folhas e raiz em relação às plantas da clareira; contudo, aos 15 dias não foi observada diferença significativa da massa seca da raiz entre as plantas do sub-bosque e da clareira. O sombreamento não ocasionou, em *Gouania*, um maior crescimento da parte aérea em relação ao sistema radicular, pelo contrário, aos 45 e 60 dias, plantas do sub-bosque apresentaram uma maior razão raiz/parte aérea (Tabela 21).

Tabela 20. Diâmetro do caule em mm (Φ), comprimento do entrenó em cm (ENTR) e pecíolo em cm (PEC), massa seca do caule, folhas e raízes, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule em mg cm^{-1} (ROB) em plantas de *Canavalia*, mantidas nos tratamentos (TR) de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Dias	TR	Φ	ENTR	PEC	Massa Seca (g)			R/PA	ROB
					Caule	Folhas	Raiz		
15	C	3,21 a	28,58 a	5,82 a	0,19 a	0,33 a	0,09 a	0,18 a	2,97 a
	S	3,14 a	24,86 b	6,70 b	0,14 b	0,27 b	0,05 b	0,12 b	2,42 b
30	C	2,83 a	22,34 a	4,48 a	0,35 a	0,52 a	0,10 a	0,12 a	3,43 a
	S	2,55 b	28,78 b	4,38 a	0,20 b	0,34 b	0,05 b	0,09 b	2,18 b
40	C	1,66 a	19,81 a	3,91 a	0,62 a	0,87 a	0,17 a	0,12 a	4,72 a
	S	1,22 b	18,66 a	3,38 a	0,22 b	0,38 b	0,06 b	0,11 a	1,97 b
50	C	1,65 a	22,85 a	4,55 a	0,60 a	0,88 a	0,20 a	0,14 a	6,09 a
	S	1,22 b	19,66 b	3,83 a	0,29 b	0,50 b	0,07 b	0,08 b	2,57 b

Tabela 21. Diâmetro do caule em mm (Φ), comprimento do entrenó em cm (ENTR) e pecíolo em cm (PEC), massa seca do caule, folhas e raízes, razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule em mg cm^{-1} (ROB) em plantas de *Gouania*, mantidas nos tratamentos (TR) de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Dias	TR	Φ	ENTR	PEC	Massa Seca (mg)			R/PA	ROB
					Caule	Folhas	Raiz		
15	C	0,96 a	0,18 a	0,26 a	1,38 a	1,82 a	1,78 a	0,42 a	0,76 a
	S	0,68 b	0,24 b	0,24 a	0,62 b	1,20 b	1,74 a	0,75 a	0,47 b
30	C	0,59 a	0,33 a	0,28 a	2,01 a	4,88 a	2,72 a	0,35 a	0,82 a
	S	0,61 a	0,28 a	0,22 b	1,44 b	3,71 b	2,03 b	0,34 a	0,80 a
40	C	0,80 a	0,70 a	0,49 a	6,24 a	24,05 a	4,75 a	0,16 a	1,38 a
	S	0,56 b	0,34 b	0,22 b	1,65 b	3,99 b	1,87 b	0,29 b	0,75 b
50	C	1,04 a	0,82 a	0,75 a	18,80 a	56,12 a	12,76 a	0,17 a	2,73 a
	S	0,55 b	0,37 b	0,35 b	3,00 b	7,20 b	2,72 b	0,23 b	1,14 b

4.2.3 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF), razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR)

Modificações morfológicas foliares como aumento da AFE e da RAF foram nitidamente observadas nas plantas de *Canavalia*, quando crescidas em condições de sombreamento natural. Aos 50 dias de crescimento, as diferenças da AFE se acentuaram alcançando valores de 526,47 no sub-bosque contra 312,27 cm² g⁻¹ na clareira (Tabela 22). O sombreamento também afetou a proporção dos fotossintatos destinados aos diferentes órgãos. Plantas crescidas sob reduzida DFF e reduzida razão V/VE apresentaram maior alocação para folhas e menor para raiz quando comparadas às plantas mantidas em condições de clareira. Aos 15 e 50 dias, plantas de *Canavalia* apresentaram razão de massa do caule no sub-bosque semelhante às plantas da clareira.

Em *Gouania*, o sombreamento natural proporcionou aumento da AFE e da RAF apenas aos 15 e 30 dias; após este período, as plantas do sub-bosque apresentaram AFE similar e RAF menor em relação às plantas da clareira (Tabela 23). Os dados de alocação de fotossintatos mostraram que, aos 15 e 30 dias em *Gouania*, não foram observadas diferenças significativas da RMF entre as plantas mantidas em clareira e sub-bosque e além disso, aos 45 e 60 dias ocorreu uma diminuição significativa da RMF nas plantas mantidas no sub-bosque quando comparada às plantas da clareira. Praticamente, não se verificam alterações na razão da massa do caule e quanto ao direcionamento dos fotoassimilados às raízes; o sombreamento não ocasionou um menor crescimento do sistema radicular em plantas mantidas no sub-bosque, comparadas com as plantas da clareira. Vale salientar que no sub-bosque, plantas de *Gouania* mostraram alocação para o sistema radicular significativamente maior quando comparadas com as plantas da clareira.

Tabela 22. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Canavalia*, mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Dias	Tratamento	AFE	RAF	RMC	RMF	RMR
15	C	508,52 a	271,02 a	0,31 a	0,53 a	0,16 a
	S	578,16 b	336,41 b	0,31 a	0,58 b	0,10 b
30	C	429,59 a	228,19 a	0,36 a	0,53 a	0,10 a
	S	485,35 b	280,68 b	0,33 b	0,57 b	0,09 b
40	C	349,98 a	184,18 a	0,37 a	0,52 a	0,10 a
	S	543,65 b	308,31 b	0,33 b	0,56 b	0,10 a
50	C	312,27 a	163,13 a	0,35 a	0,52 a	0,12 a
	S	526,47 b	308,96 b	0,33 a	0,58 b	0,08 b

Tabela 23. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas de *Gouania*, mantidas em condições de clareira(C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Dias	Tratamento	AFE	RAF	RMC	RMF	RMR
15	C	512,81 a	154,22 a	0,22 a	0,30 a	0,29 a
	S	966,57 b	252,74 b	0,16 b	0,28 a	0,35 a
30	C	464,53 a	208,77 a	0,18 a	0,44 a	0,26 a
	S	608,69 b	267,79 b	0,17 a	0,43 a	0,25 a
45	C	530,96 a	342,74 a	0,17 a	0,64 a	0,14 a
	S	539,55 a	250,44 b	0,19 a	0,46 b	0,22 b
60	C	544,46 a	326,07 a	0,22 a	0,61 a	0,14 a
	S	585,38 a	288,50 b	0,20 a	0,49 b	0,19 b

4.2.4 Taxas de crescimento relativo (TCR) e Taxas de Assimilação Líquida (TAL)

De forma geral, plantas de *Canavalia* exibiram as menores taxas de crescimento relativo e de assimilação líquida em condições de sombreamento natural quando comparadas com as plantas da clareira, exceto no período entre 40 a 50 dias (Tabela 24). Em *Gouania*, no início do período de crescimento no sub-bosque, as plantas apresentaram valores das taxas de crescimento relativo e de assimilação líquida negativas, recuperando-se depois dos 15 dias. No período compreendido entre 15 a 30 dias, não foram verificadas diferenças significativas das taxas de crescimento relativo e taxas de assimilação líquida entre as plantas de clareira e sub-bosque nesta espécie. Finalmente, entre 45 a 60 dias, plântulas de *Gouania*, no sub-bosque, apresentaram taxas de crescimento reduzidas em relação às plantas da clareira e taxas de assimilação similares (Tabela 25).

Tabela 24. Taxas de crescimento relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) e taxas de assimilação líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Canavalia*, mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Período	Tratamento	TCR	TAL
0-15	C	30,94 a	0,16 a
	S	12,19 b	0,05 b
15-30	C	31,00 a	0,12 a
	S	17,43 b	0,06 b
30-40	C	53,10 a	0,26 a
	S	9,95 b	0,03 b
40-50	C	7,63 a	0,01 a
	S	25,43 b	0,08 b

Tabela 25. Taxas de Crescimento Relativo (TCR) ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$) e taxas de assimilação líquida (TAL) ($\text{mg cm}^{-2} \text{dia}^{-1}$) em plantas de *Gouania*, mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras comparam as médias entre os dois tratamentos, teste t de Student a 5% de probabilidade.

Período	Tratamento	TCR	TAL
0-15	C	10,36 a	0,11 a
	S	-17,46 b	-0,12 b
15-30	C	36,99 a	0,20 a
	S	48,06 a	0,18 a
30-45	C	76,84 a	0,27 a
	S	2,64 b	0,01 b
45-60	C	63,82 a	0,19 a
	S	34,89 b	0,13 a

4.2.5 Taxas de crescimento relativo e suas relações

As taxas de crescimento relativo são determinadas pela taxa de assimilação líquida (componente fisiológico) e pela razão de área foliar (componente morfológico). Por sua vez a razão de área foliar é o produto da área foliar específica e da razão de massa foliar. Nas Figuras 19 a 27 encontram-se as relações entre os dados médios das taxas de crescimento relativo e seus componentes, nas plantas de *Canavalia* e *Gouania* crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (experimento 1). As variações nas taxas de crescimento em *Canavalia* e *Gouania* foram altamente correlacionadas com seu componente fisiológico, a taxa de assimilação líquida (Figuras, 19 a 24; 26 e 27). Por outro lado, em *Canavalia*, as taxas de crescimento foram inversamente relacionadas pela RAF, AFE bem como pela RMF (Figuras 19 e 26). As relações tendem a ser nulas quando são analisadas por períodos mais estreitos de crescimento (Figuras 23 e 25).

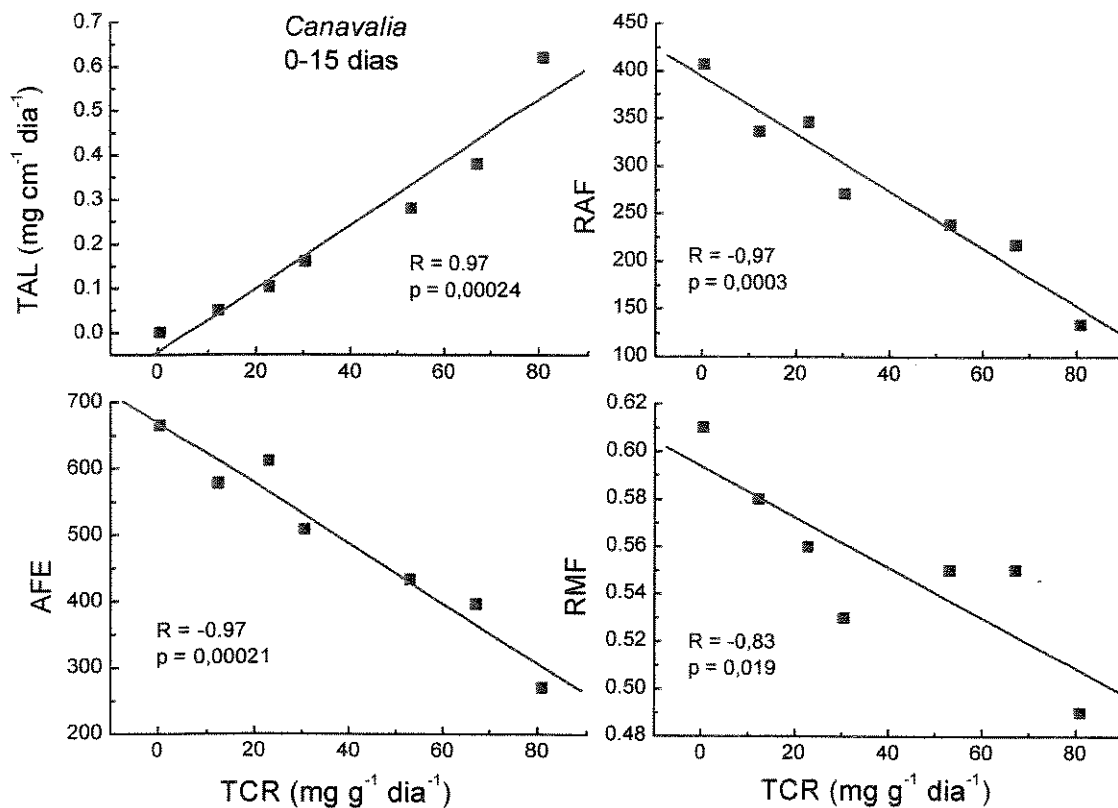


Figura 19. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE) e razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Canavalia*, no período de 0 a 15 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

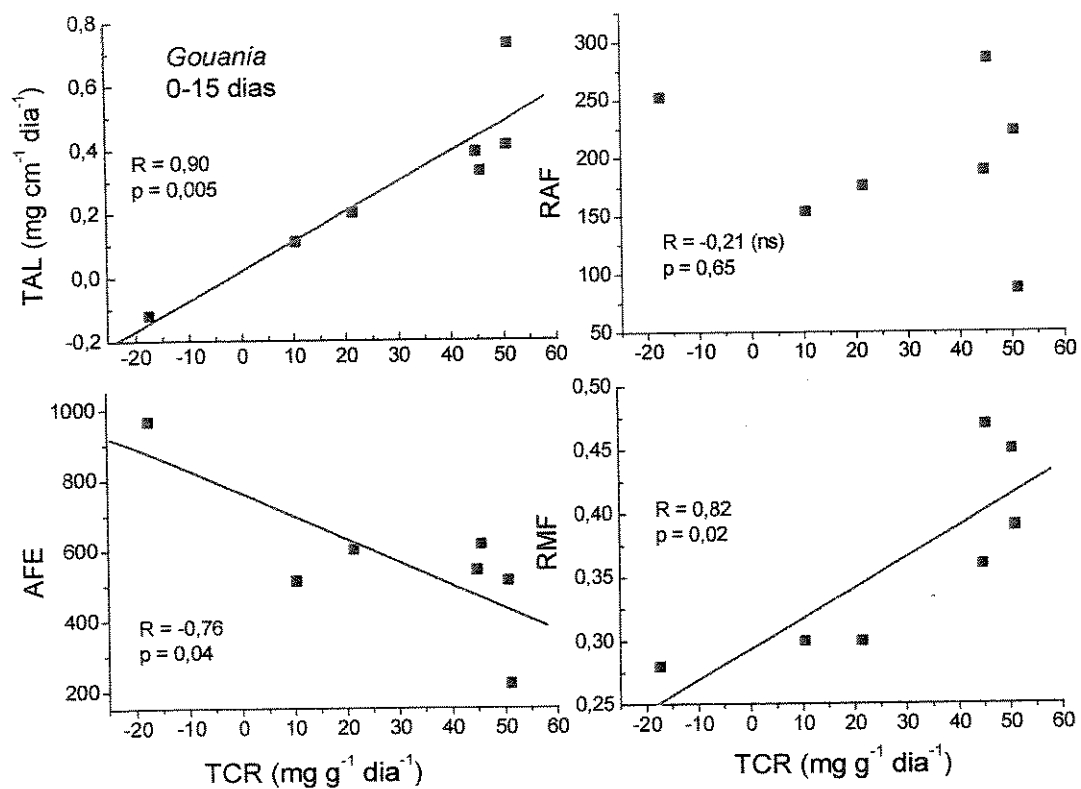


Figura 20. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Gouania*, no período de 0 a 15 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

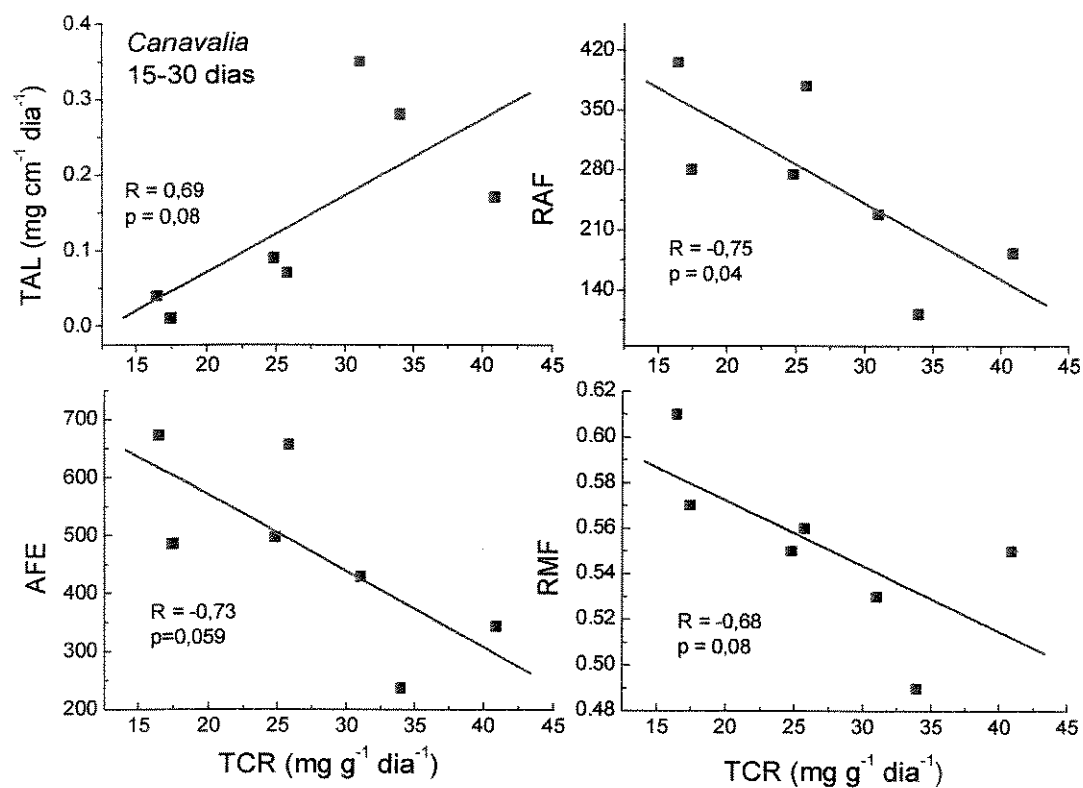


Figura 21. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica e razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Canavalia*, no período 15 a 30 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

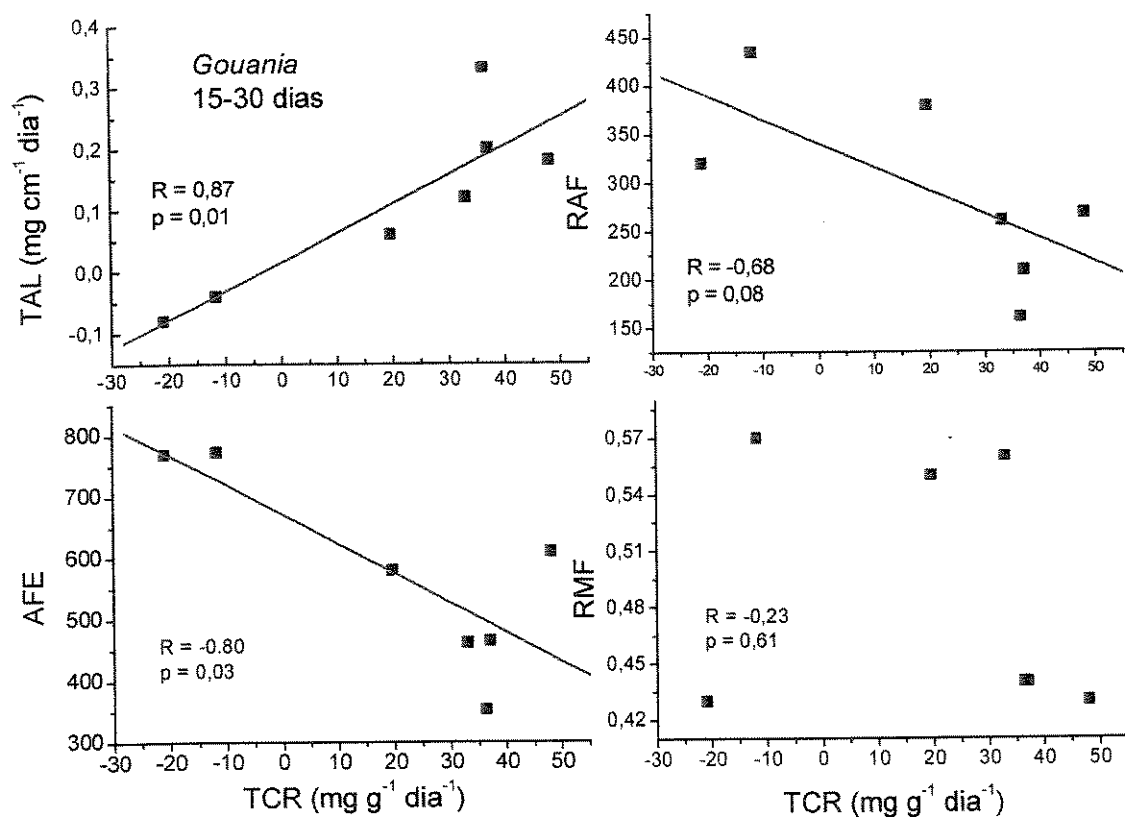


Figura 22. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Gouania*, no período de 15 a 30 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

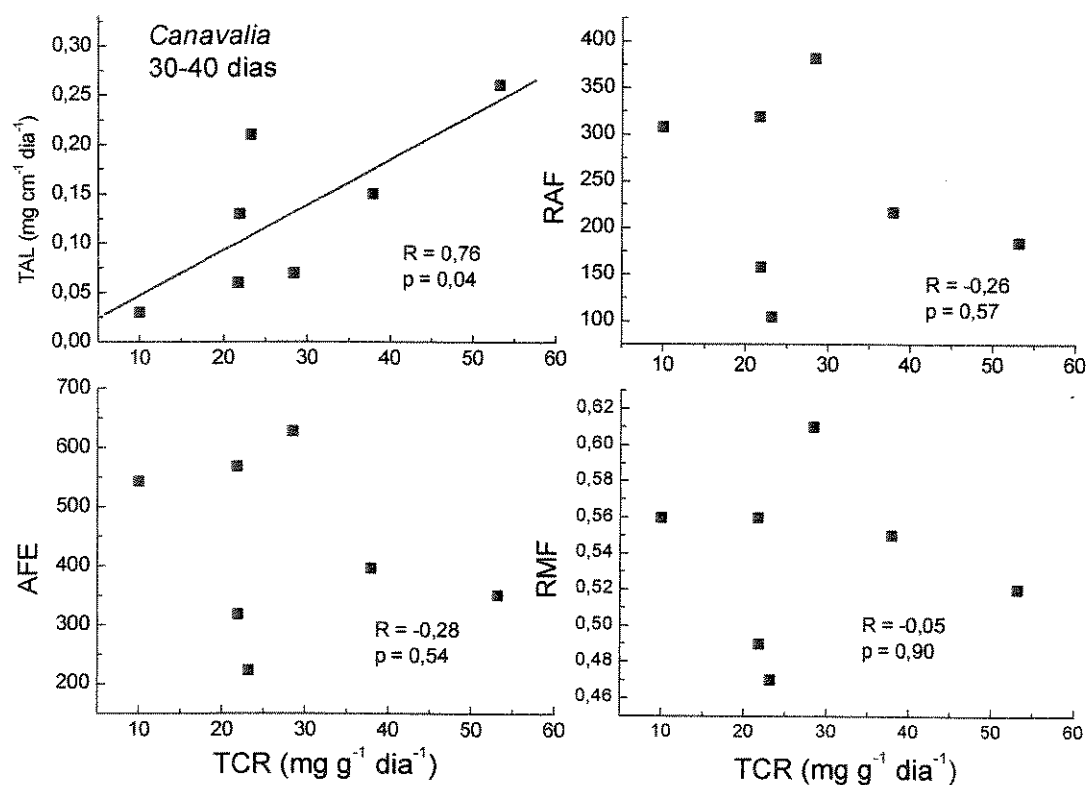


Figura 23. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Canavalia*, no período de 30 a 40 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

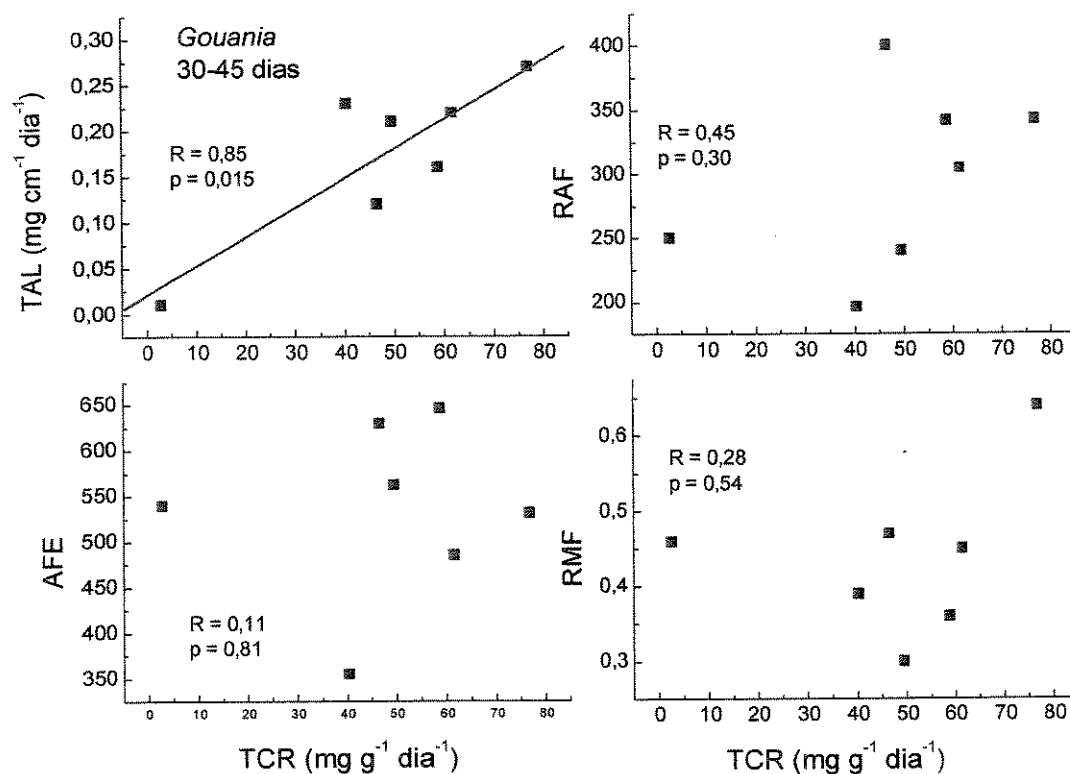


Figura 24. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Gouania*, no período de 30 a 45 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

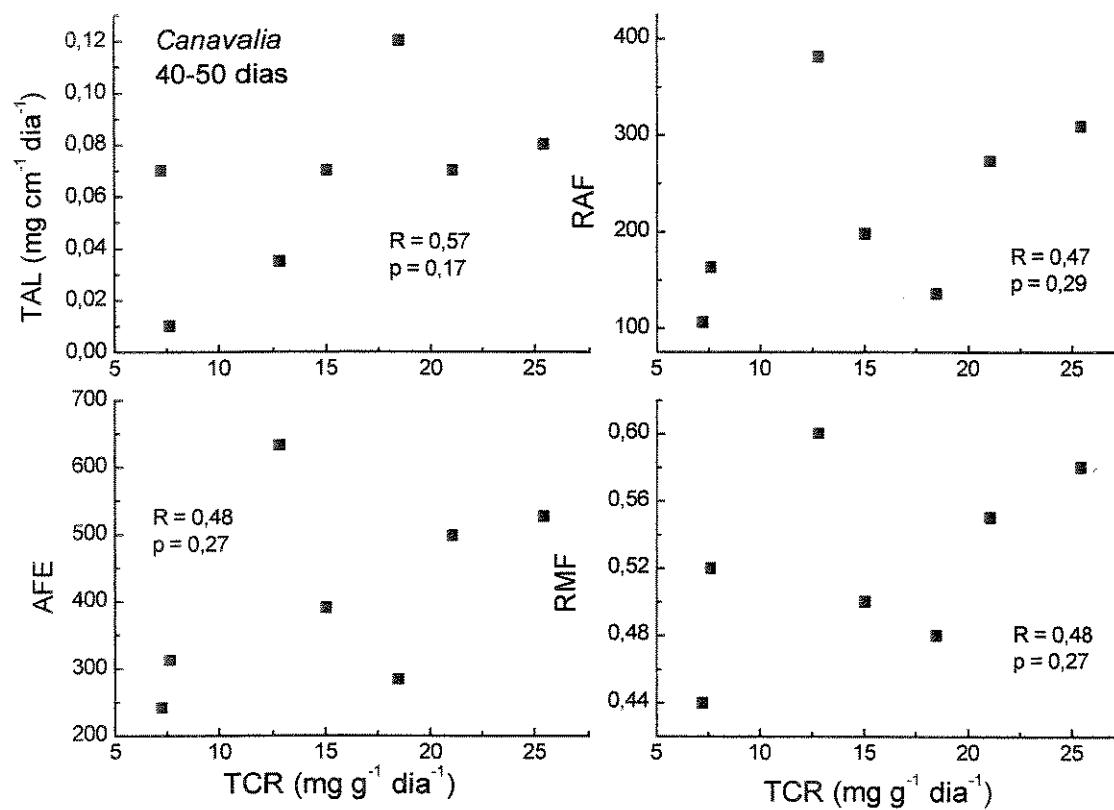


Figura 25. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Canavalia*, no período de 40 a 50 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

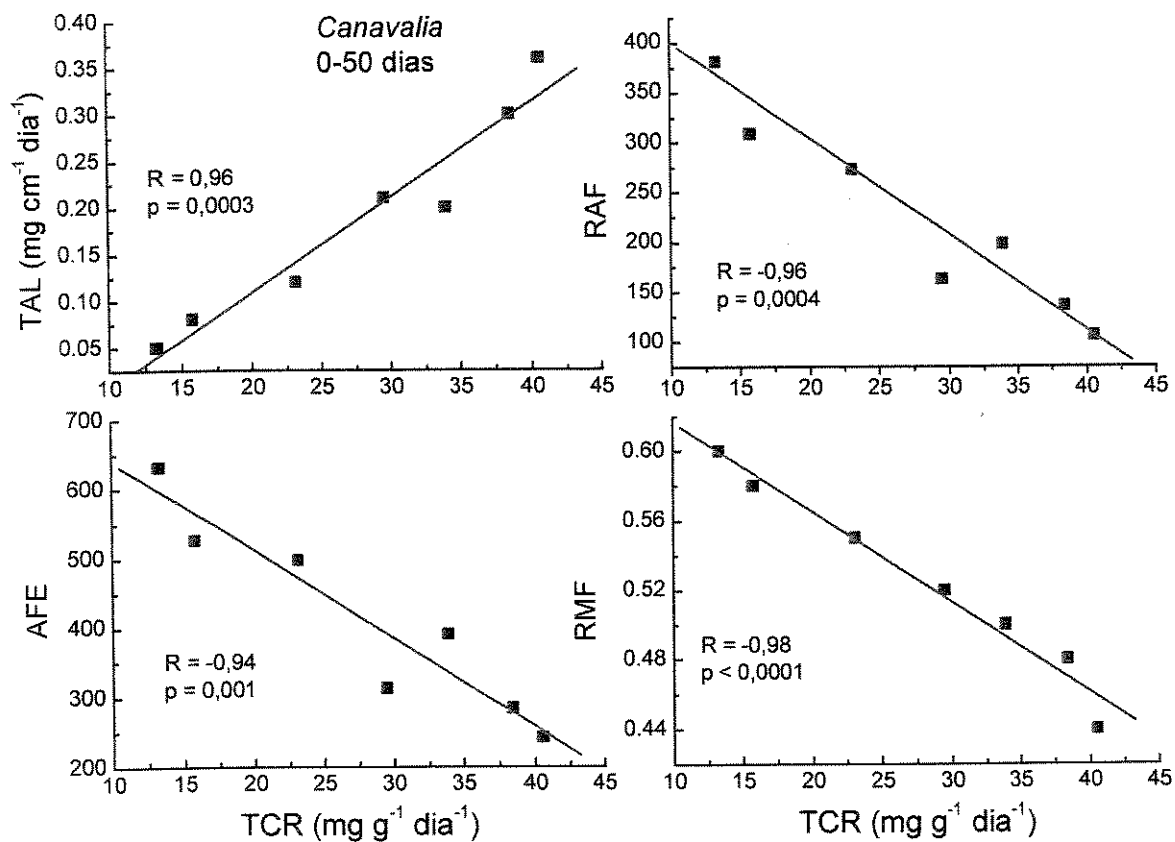


Figura 26. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Canavalia*, no período de 0 a 50 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

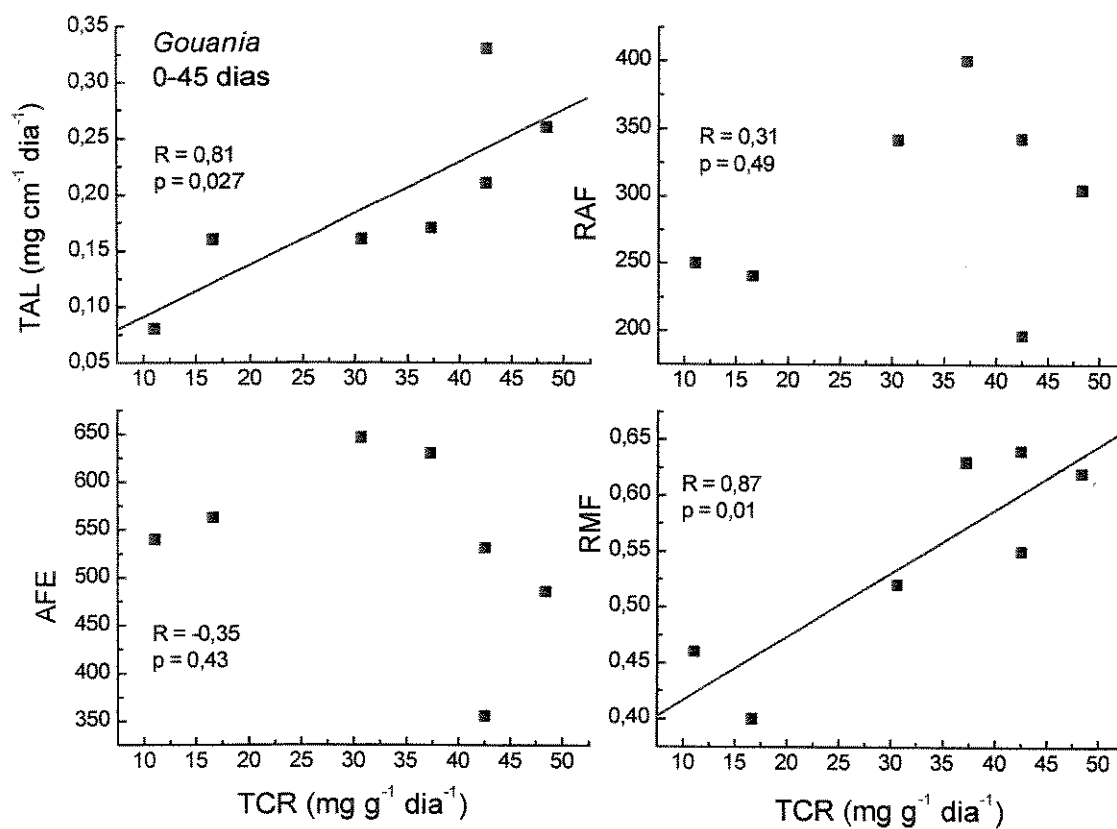


Figura 27. Relações entre taxa de assimilação líquida (TAL), razão de área foliar (RAF), área foliar específica (AFE), razão de massa foliar (RMF) e taxa de crescimento relativo (TCR) em plantas de *Gouania*, no período de 0 a 45 dias crescidas sob diferentes condições da DFF e da razão V/VE bem como sob sombreamento natural (clareira pequena e sub-bosque).

Crescimento em clareira média e sub-bosque (experimento 2)

4.2.6 Variações da DFF e da razão V/VE

Os dados da Tabela 26 mostram que a cobertura vegetal absorve muito da luz vermelha incidente no sub-bosque, contribuindo assim para sua drástica redução neste ambiente. Como consequência, a razão V/VE no sub-bosque apresentou valores em torno de 0,06 a 0,09. Em contraste, sob as condições de clareira a radiação incidente verticalmente apresenta valores da razão V/VE em torno de 0,9 a 1,03. Porém, o mesmo não ocorre quando se verifica a radiação difusa. Mesmo em condições de clareira, existe uma alteração da qualidade espectral, chegando a razão V/VE em certos pontos a valores de 0,44. Também a quantidade de fluxo de fótons no sub-bosque é fortemente reduzida, aumentando em torno de 7% apenas sob o fecho de luz (Tabela 27).

Tabela 26. Razão V/VE em dias de céu claro no período da manhã, em clareira e sub-bosque, na Mata de Santa Genebra. O número entre parênteses = desvio padrão. C = clareira; S = sub-bosque. Sobre = luz que incide verticalmente. Os valores em A, B, C e D representam as direções norte, sul, leste e oeste.

Tratamento	Níveis de medida	Sobre (↓)	Radiação Difusa			
			A	B	C	D
C	ao rés do chão	1,03 (0,008)	0,74 (0,25)	0,98 (0,10)	0,47 (0,17)	0,52 (0,12)
	50 cm	1,00 (0,03)	0,75 (0,20)	0,81 (0,25)	0,52 (0,17)	0,60 (0,30)
	100 cm	0,91 (0,18)	0,65 (0,30)	0,78 (0,30)	0,69 (0,27)	0,44 (0,17)
S	ao rés do chão	0,06 (0,01)	0,09 (0,06)	0,12 (0,11)	0,06 (0,02)	0,07 (0,04)
	50 cm	0,07 (0,02)	0,07 (0,02)	0,08 (0,05)	0,08 (0,04)	0,20 (0,18)
	100 cm	0,09 (0,03)	0,07 (0,03)	0,08 (0,04)	0,08 (0,03)	0,07 (0,03)

Tabela 27. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em condições de clareira (C) e sub-bosque (S) na Mata de Santa Genebra. FL = facho de luz no sub-bosque. O número entre parênteses = desvio padrão.

Tratamento	DFF ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	% DFF
C	1.137,00 (195)	100
S	3,14 (0,78)	0,27
FL	88,17 (44,42)	7,75

4.2.7 Altura, número de folhas, entrenó e área foliar

Os valores da altura, número de folhas, comprimento de um entrenó e área foliar podem ser vistos na Tabela 28. Condições de alta incidência luminosa promoveram o crescimento em ambas as espécies estudadas. Plantas de *Canavalia* mantidas em clareira apresentaram valores de altura excessivamente elevados (alguns indivíduos da amostra atingiram valores de 342 cm). No sub-bosque, apesar da redução significativa em todos os valores (altura, número de folhas, comprimento de um entrenó e área foliar) plantas de *Canavalia* apresentaram incremento em altura, número de folhas e área foliar. Em *Gouania*, de forma geral, plântulas que foram submetidas ao sombreamento severo do sub-bosque mostraram pouco crescimento em altura, acarretando em plantas com entrenós curtos.

Tabela 28. Altura (cm), número de folhas (NF), entrenó (ENTR) e área foliar (AF) (cm^2), em plantas jovens de *Canavalia* e *Gouania* crescidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.

Espécie	Tratamento	Altura (cm)	NF	ENTR (cm)	AF (cm^2)
<i>Canavalia</i>	C	263,64 a	8,11 a	19,38 a	501,99 a
	S	131,8 b	6,13 b	17,03 b	217,76 b
<i>Gouania</i>	C	8,87 a	9,92 a	1,82 a	42,13 a
	S	1,91 b	5,00 b	0,32 b	3,59 b

4.2.8 Matéria Seca, Razão Raiz/Parte Aérea e Robustez do caule

Plantas submetidas ao sombreamento natural exibiram os menores valores de matéria seca dos diferentes órgãos (caule, folhas e raiz). Apesar do maior crescimento da parte aérea em ambos os tratamentos em relação à raiz, o direcionamento dos fotossintatos entre a parte aérea e raiz (R/PA) mostra que, em condições de sub-bosque, estes valores não foram alterados quando comparados com as plantas da clareira (Tabela 29). Houve também, estiolamento das plantas crescidas em baixas condições de DFF e V/VE, uma vez que, a robustez do caule foi mais baixa nestas condições (Tabela 29).

Tabela 29. Massa seca (g) para caule (C), folhas (F) e raiz (R), razão raiz/parte aérea (R/PA) e robustez do caule (ROB) mg cm^{-1} nas plantas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas em condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.

Espécie	Tratamento	Massa Seca (g)			R/PA	ROB
		C	F	R		
<i>Canavalia</i>	C	1,51 a	1,92 a	0,55 a	0,20 a	5,64 a
	S	0,15 b	0,28 b	0,06 b	0,15 a	1,25 b
<i>Gouania</i>	C	0,05 a	0,14 a	0,05 a	0,28 a	6,05 a
	S	0,01 b	0,007 b	0,003 b	0,26 a	1,42 b

4.2.9 Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa do caule (RMC), das folhas (RMF) e da raiz (RMR).

Plantas de *Canavalia* e *Gouania* mostraram aumento da AFE e da RAF sob sombreamento natural quando comparadas às plantas da clareira. A alocação dos fotossintatos entre os diferentes órgãos das plantas mostram que: a diminuição da DFF e V/VE ocasionaram

aumento significativo dos órgãos fotossintéticos em *Canavalia* (RMF), porém não em *Gouania*. RMC é maior em *Gouania* no sub-bosque e menor em *Canavalia*. Não houve alteração da alocação dos fotossintatos para raiz entre os dois tratamentos nas duas espécies (Tabela 30).

Tabela 30. Área foliar específica (AFE), razão de área foliar (RAF) e razões de massa do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR) em plantas mantidas sob condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.

Espécie	Tratamento	AFE	RAF	RMC	RMF	RMR
<i>Canavalia</i>	C	264,91 a	119,60 a	0,38 a	0,45 a	0,16 a
	S	785,87 b	435,88 b	0,31 b	0,56 b	0,12 a
<i>Gouania</i>	C	163,46 a	291,95 a	0,21 a	0,56 a	0,22 a
	S	216,25 b	469,40 b	0,36 b	0,46 b	0,21 a

4.2.10 Taxa de crescimento relativo (TCR) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL).

Os valores das taxas de crescimento relativo para as duas espécies foram mais altos em condições de alta incidência luminosa quando comparados às plantas do sub-bosque. O mesmo ocorre com os valores das taxas de assimilação líquida.

Tabela 31. Taxa de crescimento relativo (TCR) e Taxa de Assimilação Líquida (TAL) em plantas submetidas às condições de clareira (C) e sub-bosque (S). As letras ao lado dos resultados, comparam as médias entre os dois tratamentos, test “t”-Student a 5%.

Espécie	Tratamento	TCR	TAL
		(mg g ⁻¹ dia ⁻¹)	(mg cm ⁻² dia ⁻¹)
<i>Canavalia</i>	C	42,34 a	0,35 a
	S	3,75 b	0,01 b
<i>Gouania</i>	C	50,48 a	0,29 a
	S	13,11 b	0,08 b

Efeito da Remoção Total e Parcial de Cotilédones e Folhas Primárias

4.3 Crescimento com remoção de órgãos em condições de casa de vegetação

4.3.1 Altura, comprimento dos entrenós e área foliar

A Figura 28 mostra o acompanhamento da altura em plântulas de *Canavalia* que foram submetidas aos tratamentos de remoção de cotilédones e folhas primárias. Os seguintes padrões podem ser verificados: plantas intactas de *Canavalia* atingiram alturas médias próximas a 130 cm e a remoção de apenas uma folha primária jovem não afetou este crescimento. Porém quando os cotilédones, folhas primárias jovens e folhas adultas foram removidos as plantas apresentaram as menores alturas. Vale salientar que, plantas com remoção de apenas um cotilédone ou uma folha expandida, alcançaram ao final do experimento alturas próximas àquelas atingidas por plantas intactas. Um aspecto geral das plântulas de *Canavalia* submetidas aos tratamentos de remoção de folhas primárias e cotilédones pode ser visto na Figura 29.

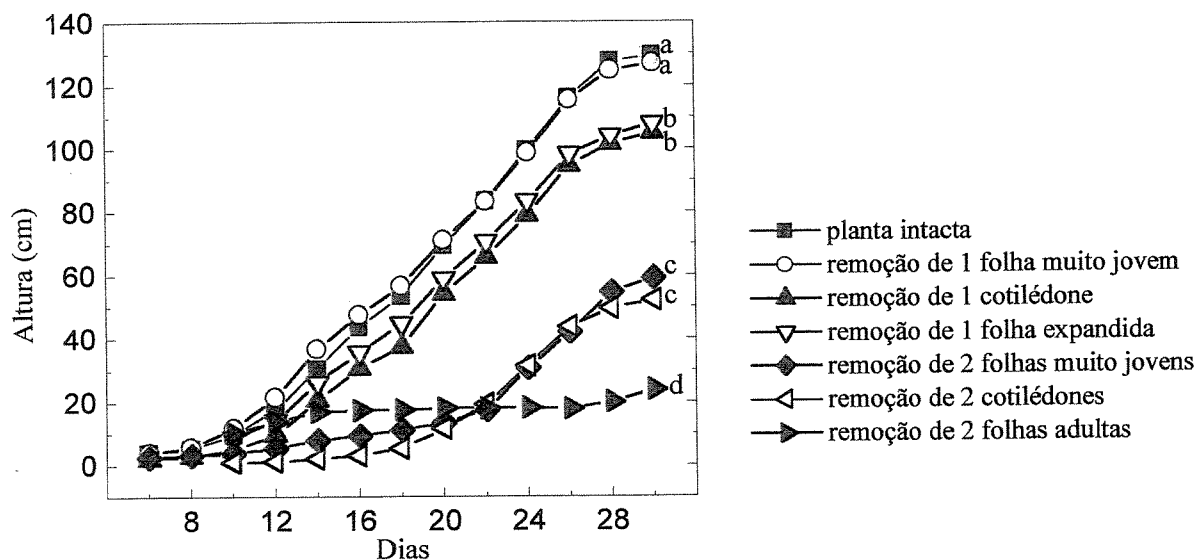


Figura 28. Altura em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. As letras comparam as médias entre os tratamentos, Tukey, 5% de probabilidade.

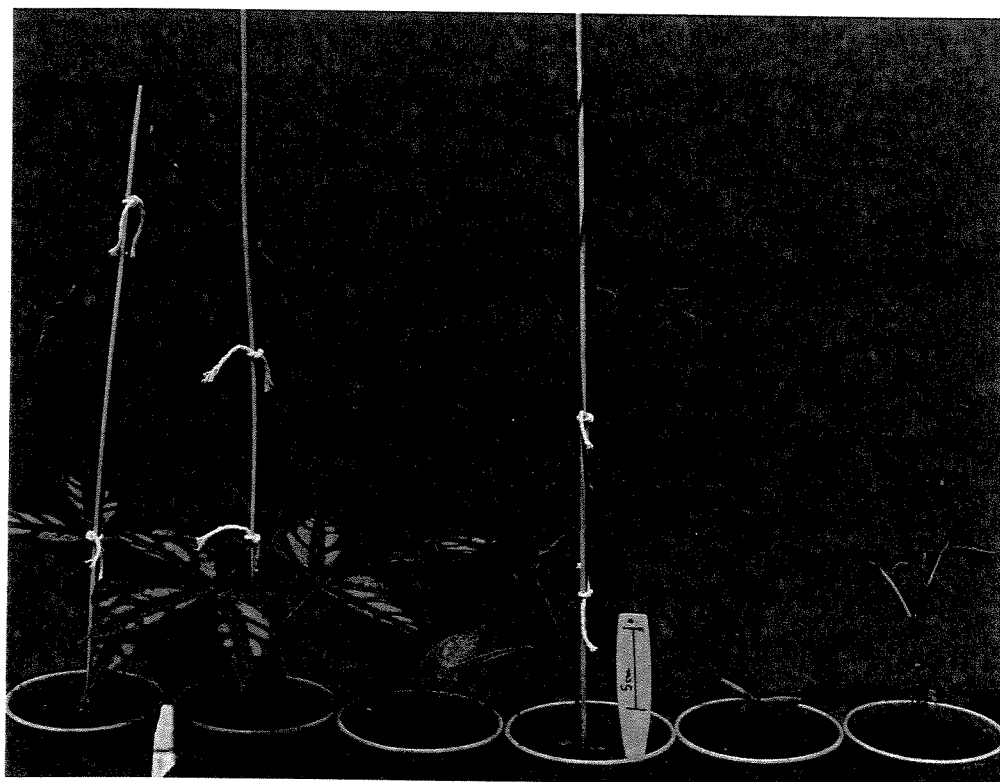


Figura 29. Aspecto geral de plântulas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Da esquerda para direita: as duas 1^{as}: controle; 3^a: planta com remoção total dos cotilédones; 4^a: planta com uma folha jovem removida; 5^a: planta com remoção de duas folhas adultas; 6^a: planta com remoção de duas folhas jovens primárias.

As plantas de *Canavalia* caracterizam-se por apresentarem longos entrenós (28-30 cm) e que, pelo menos nesta fase inicial estes praticamente atingem o mesmo tamanho (Figura 30). Contudo, a organização do tamanho dos entrenós é perdida quando as 2 folhas muito jovens são removidas. Neste caso, o primeiro e segundo entrenós não ultrapassam tamanhos em torno de 3 cm, apresentando crescimento maior a partir do 4º entrenó, quando folhas novas já se formaram. Redução do comprimento dos entrenós também pôde ser observada em plantas com remoção dos dois cotilédones e com remoção das duas folhas adultas.

A remoção de cotilédones e folhas primárias afetou adversamente a área foliar total, sendo este efeito mais drástico em plantas que tiveram os dois cotilédones e duas folhas primárias removidas (Figura 31 A). No caso da remoção de apenas uma folha jovem, verifica-se que a área foliar total foi significativamente maior quando comparada com as outras plantas dos demais tratamentos (exceto plantas controle). Este efeito deve-se à expansão da própria folha primária que permaneceu na planta (Figura 31 B).

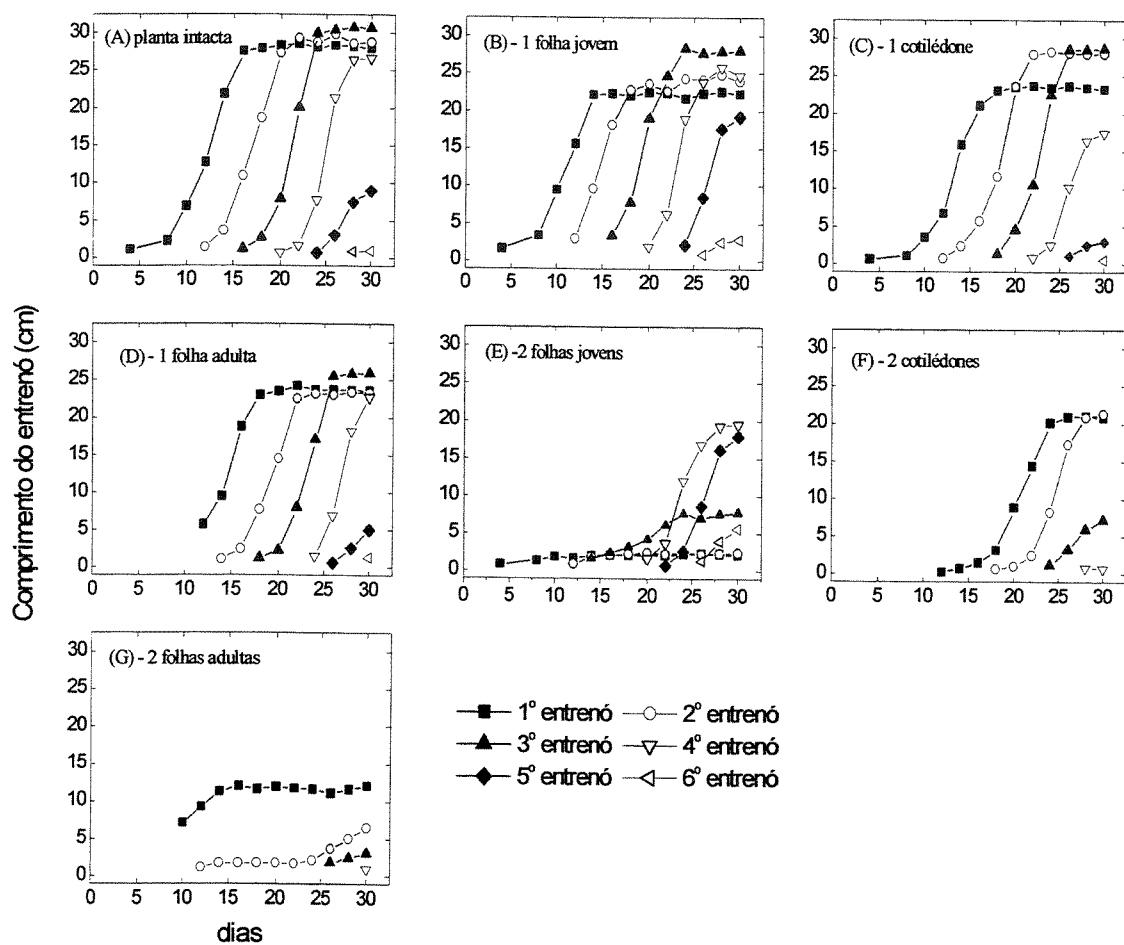


Figura 30. Comprimento dos entrenós em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias.

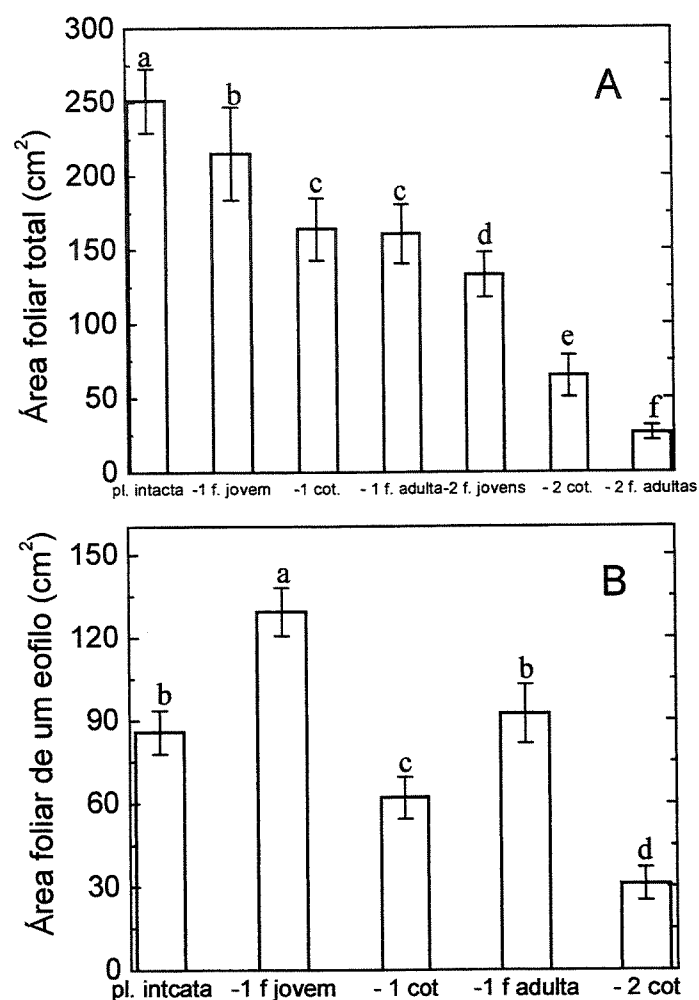


Figura 31. A = área foliar total (cm²) em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Pl. intacta = controle; -1f. jovem = remoção de uma folha jovem; -1 cot = remoção de um cotilédone; -1f adulta = remoção de uma folha adulta; -2f jovens = remoção de duas folhas jovens; -2 cot = remoção de 2 cotilédones; -2f adultas = remoção de 2 folhas adultas. B = área foliar de apenas um eufilo (cm²). As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

4.3.2 Massa seca do caule, folhas e raiz, massa seca total e R/PA

O crescimento do caule, folhas e raiz foi significativamente reduzido nas plantas sem cotilédones e sem duas folhas primárias adultas, afetando consequentemente a massa seca total produzida nos dois tratamentos (Tabela 32). De modo oposto, o acúmulo de massa do caule e raiz não foi afetado em plantas com remoção de apenas uma folha jovem, comparadas às plantas controle. Nas plantas em que foi mantido um cotilédone ou uma folha adulta, o crescimento de caule, folhas e raiz corresponde a mais de 50% das plantas intactas. De forma geral, plantas de *Canavalia* exibem maior crescimento da parte aérea em relação ao sistema radicular, porém a razão R/PA aumenta nos tratamentos com remoção dos 2 cotilédones e 2 folhas primárias adultas. Este aumento da R/PA é um resultado da diminuição do crescimento da parte aérea. As taxas de crescimento relativo foram afetadas pela diminuição da massa seca total. Nas plantas em que apenas 1 órgão foi removido as taxas de crescimento foram reduzidas em torno de 77 a 97% do valor da planta intacta. Taxas de crescimento negativas foram verificadas nas plantas com remoção de 2 folhas adultas.

Tabela 32. Massa seca do caule, folhas, raiz e total em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. R/PA = razão raiz/parte aérea; TCR = taxa de crescimento relativo ($\text{mg g}^{-1} \text{dia}^{-1}$). As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
intacta	0,80 a	1,08 a	0,27 a	2,15 a	0,14 c	46,75 a
-1f. jovem	0,73 a	1,02 b	0,25 a	2,00 a	0,14 c	45,61 a
-1 cotilédone	0,55 b	0,72 bc	0,20 b	1,47 b	0,16 bc	36,23 b
-1f. adulta	0,54 b	0,77 b	0,18 b	1,50 b	0,14 c	36,83 b
-2f jovens	0,32 c	0,63 c	0,12 c	1,06 c	0,13 c	26,88 c
-2 cotilédones	0,19 d	0,29 d	0,09 c	0,58 d	0,20 b	7,80 d
-2f. adultas	0,09 de	0,08 e	0,05 d	0,22 e	0,31 a	-20,29 e

4.3.3 Razões de massa seca do caule, folhas e raiz.

Os valores das razões de massa seca do caule, folhas e raiz nos indicam qual a proporção de fotoassimilados é direcionada para os diferentes órgãos. Plantas com remoção de duas folhas adultas apresentaram maior alocação raiz quando comparada às plantas intactas. Diminuição significativa da RMC pode ser verificada nas plantas na qual as folhas primárias jovens foram removidas e neste caso houve uma maior alocação em torno das folhas comparada às plantas controle. Plantas que foram submetidas à remoção dos dois cotilédones e duas folhas adultas mostraram maior RMR em relação aos demais tratamentos, devido ao menor crescimento da parte aérea destas (Figura 32).

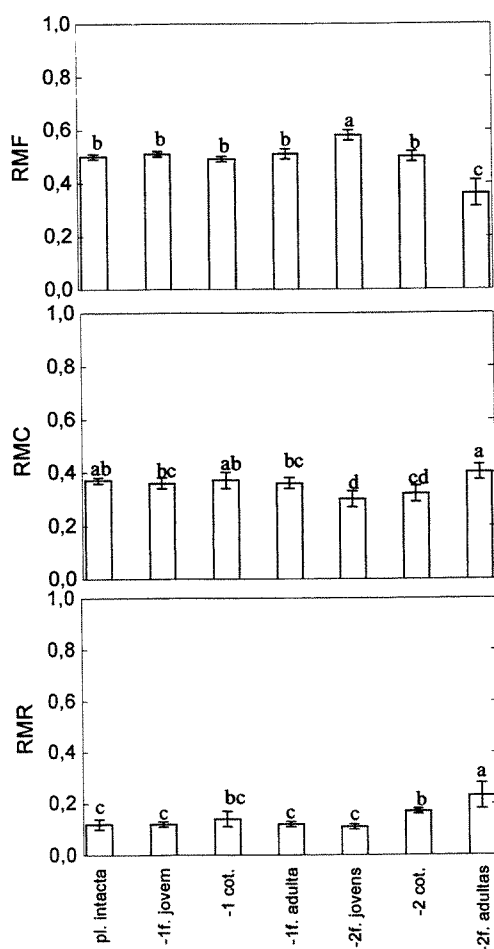


Figura 32. Razão de massa seca foliar (RMF), razão de massa do caule (RMC) e razão de massa da raiz (RMR) em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

4.4 Crescimento em condições de casa de vegetação envolvendo o bloqueio da fotossíntese

4.4.1 Altura, comprimento dos entrenós e área foliar.

Plântulas com cotilédones cobertos e com cotilédones removidos apresentaram padrões distintos de crescimento em altura: aquelas que ficaram com seus cotilédones cobertos apresentaram crescimento em altura semelhante às plantas intactas, porém a remoção completa destes órgãos resultou em redução da altura, indicando assim que a mobilização das reservas dos cotilédones é fundamental para o desenvolvimento inicial da plântula. Um padrão mais complexo é verificado quando as folhas jovens estão envolvidas: em ambos os tratamentos, folhas jovens removidas e folhas jovens cobertas o crescimento em altura é o mesmo, mas, é reduzido em relação às plantas controle. Já, quando as folhas expandidas são cobertas, o crescimento deste grupo de plantas é maior quando comparado às plantas que tiveram suas folhas adultas removidas. (Figura 33).

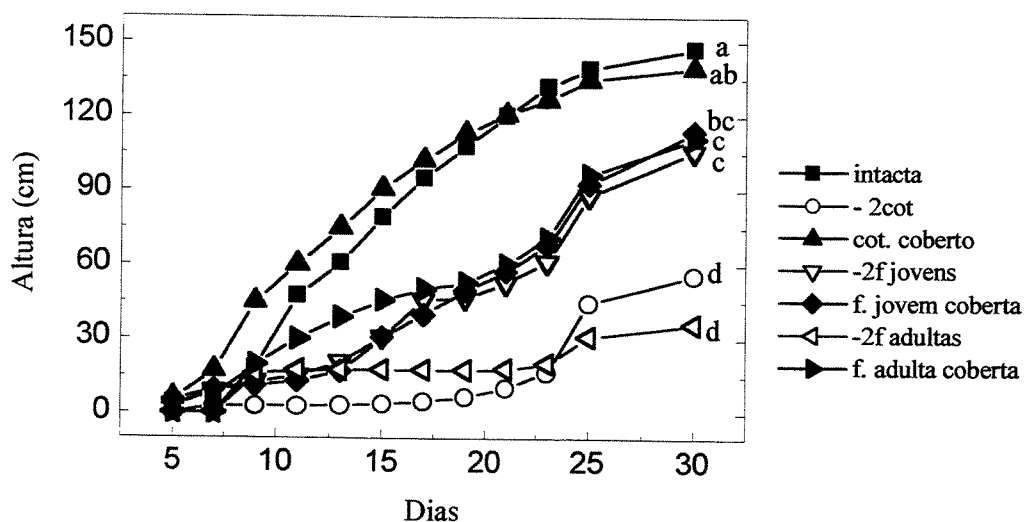


Figura 33. Altura em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias, cot. = cotilédones e f. = folhas. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

Observou-se também alteração do crescimento dos entrenós nas plantas com cobertura e remoção de cotilédones. Plantas de *Canavalia* apresentam entrenós que se estabilizam em torno de 25 a 30 cm. Contudo, quando as folhas jovens são removidas ou cobertas os primeiros entrenós apresentam uma redução do seu tamanho. Redução do comprimento dos primeiros entrenós também é verificada em plantas com remoção das folhas adultas, mas não no caso das folhas adultas cobertas (Figura 34).

Plantas com cotilédones cobertos não apresentaram alterações da área foliar total em relação às plantas intactas (Figura 35).

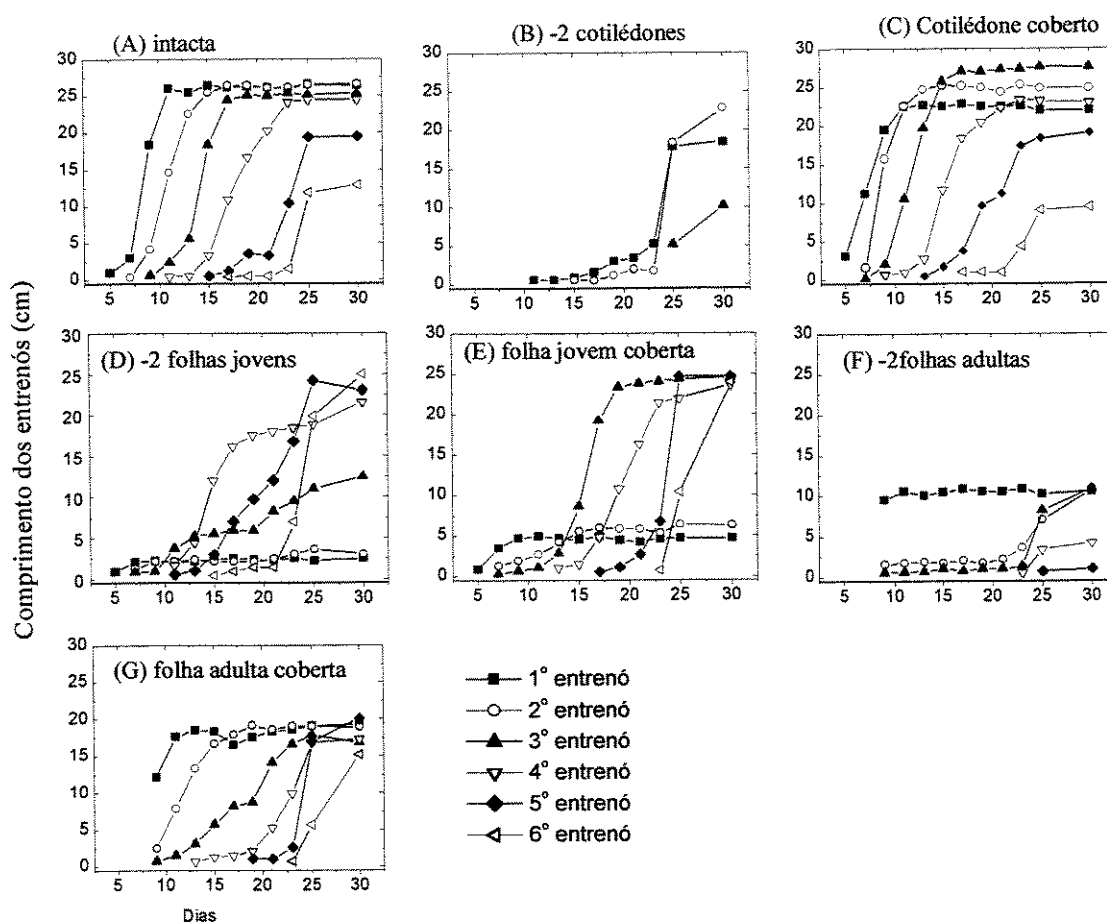


Figura 34. Comprimento dos entrenós em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias.

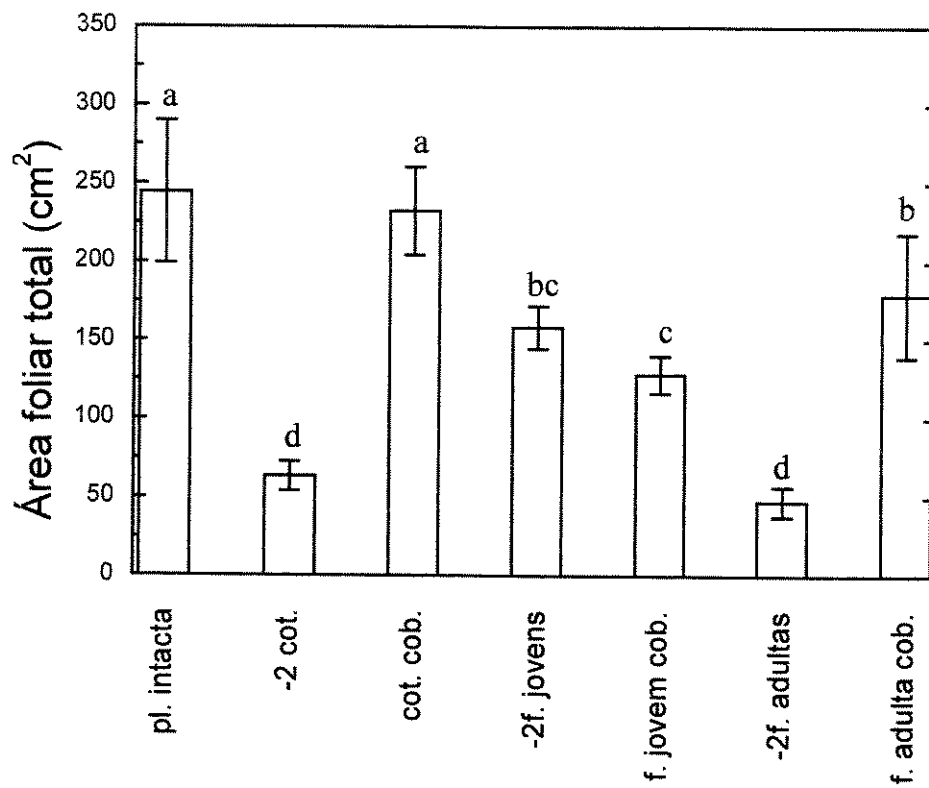


Figura 35. Área foliar total em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias, cot = cotilédones; f. = folhas. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

4.4.2 Massa seca do caule, folhas, raiz e total e razão raiz/parte aérea.

A remoção de cotilédones e folhas adultas ocasionou redução da massa seca total bem como para os diferentes órgãos das plantas (caule, folhas e raiz). Não foram encontradas diferenças entre a massa total das plantas com cotilédones cobertos e as plantas intactas exceto para a massa do caule, consequentemente uma pequena redução da massa total entre estes dois tratamentos pôde ser verificada (Tabela 33). Entre os tratamentos que envolvem as duas folhas jovens (remoção e cobertura), verifica-se que, nas plantas com folhas jovens cobertas houve uma redução da massa seca quando comparadas com as plantas que tiveram suas folhas jovens removidas. De modo oposto, nos tratamentos com duas folhas adultas, plantas com folhas cobertas apresentaram maior acúmulo de massa seca quando comparadas com as plantas desprovidas das folhas adultas.

De forma geral, o direcionamento dos fotossintatos entre raiz e parte aérea (R/PA), foi semelhante em quase todos os tratamentos, exceto na remoção de 2 cotilédones e 2 folhas adultas. Nestes dois últimos casos, o aumento da razão R/PA deve-se à diminuição da massa seca produzida na parte aérea (Tabela 33). A taxa de crescimento relativo não foi afetada quando os cotilédones foram cobertos, mas foram significativamente reduzidas em relação às plantas intactas, quando as folhas jovens e adultas estavam cobertas. Comparando-se os tratamentos entre folhas jovens removidas e folhas jovens cobertas, observou-se maior crescimento da primeira (Tabela 33).

Tabela 33. Massa seca do caule, folhas e raiz, massa seca total e razão raiz/parte aérea(R/PA) em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção e cobertura de folhas primárias e cotilédones. TCR = taxa de crescimento relativo ($\text{mg.g}^{-1} \text{dia}^{-1}$). As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
intacta	0,72 a	0,89 a	0,35 a	1,96 a	0,22 b	46,15 a
-2 cotilédones	0,19 e	0,22 d	0,19 c	0,62 e	0,48 a	10,13 d
cotilédone coberto	0,61 b	0,77 a	0,31 a	1,69 b	0,22 b	41,81 a
-2 folhas jovens	0,44 c	0,55 b	0,25 b	1,25 c	0,25 b	32,55 b
folha jovem coberta	0,33 d	0,41 c	0,17 c	0,92 d	0,24 b	22,71 c
-2 folhas adultas	0,11 e	0,12 d	0,11 d	0,35 f	0,51 a	-8,63 e
folha adulta coberta	0,33 d	0,46 bc	0,20 c	1,00 d	0,25 b	25,21 c

4.4.3 Razões de Massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR)

A razão de massa do caule não foi alterada quando comparamos todos os tratamentos, entretanto a alocação para o tecido fotossintético foi reduzida quando 2 cotilédones e 2 folhas adultas foram removidos das plantas (Figura 36). Nas plantas com folhas adultas cobertas, a RMF foi maior quando comparada às plantas com folhas adultas removidas, resultando em diminuição da RMR.

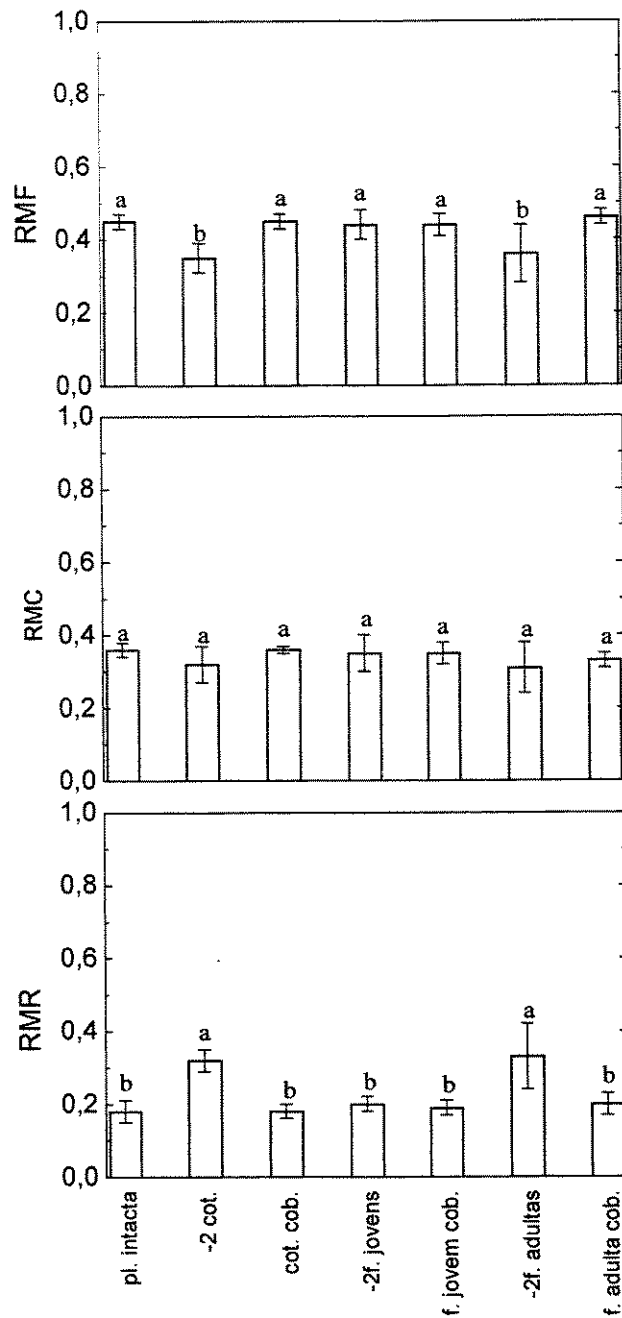


Figura 36. Razões de massa seca do caule (RMC), massa seca da folha (RMF) e razão da massa seca da raiz (RMR) em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção e cobertura de cotilédones e folhas primárias. As letras comparam os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

4.5 Crescimento com remoção de órgãos em condições de sombreamento

4.5.1 Altura e área foliar

O acompanhamento da altura em *Canavalia* submetida à remoção de cotilédones e folhas primárias sob sombreamento intermediário (14% da DFF) e intenso (1,6% da DFF) pode ser visto na Figura 37. Plantas que foram mantidas com apenas uma folha jovem ou um cotilédone não mostraram redução significativa da altura em relação às plantas intactas, nas duas condições. A remoção de dois cotilédones ocasionou maior redução da altura quando comparado com plantas sem as folhas jovens. Observou-se sob sombreamento intenso, que em plantas com folhas jovens removidas, o tempo de retenção dos cotilédones foi maior quando comparado às demais, resultando em aumento da altura nesta condição, entre o 7º e 15º dia (Figura 37B). Dados anteriores mostraram que a remoção de dois cotilédones e duas folhas jovens em plantas crescidas em casa de vegetação apresentaram alturas semelhantes. Sob o sombreamento, esta resposta não foi verificada indicando a importância dos cotilédones para o estabelecimento inicial da plântulas em condições limitantes de luz. Remoção de folhas adultas resultou em 100% de mortalidade em sombreamento intenso (1,6% da DFF) e redução significativa da altura em comparação às demais plantas em sombreamento intermediário (14% da DFF).

Em *Gouania*, a remoção de cotilédones e folhas primárias não afetaram o padrão de crescimento em altura tampouco a produção de folhas, exceto quando as plantas foram crescidas em 14% da DFF (Figuras 38 e 39). Nestas condições, a altura foi significativamente reduzida quando as duas folhas primárias foram removidas (Figura 38).

De forma geral, a remoção total de cotilédones e folhas adultas afetaram adversamente a expansão da área foliar em *Canavalia* (Figura 40). Sob sombreamento intermediário, a retirada de apenas um cotilédone ocasionou redução significativa da área foliar quando comparada às plantas que tiveram a folha jovem retirada. Em sombreamento intenso não foram observadas diferenças da área foliar entre os tratamentos de remoção de um cotilédone

e uma folha jovem. A área foliar em *Gouania* foi afetada apenas quando 2 folhas primárias foram removidas em 14% da DFF (Figura 41).

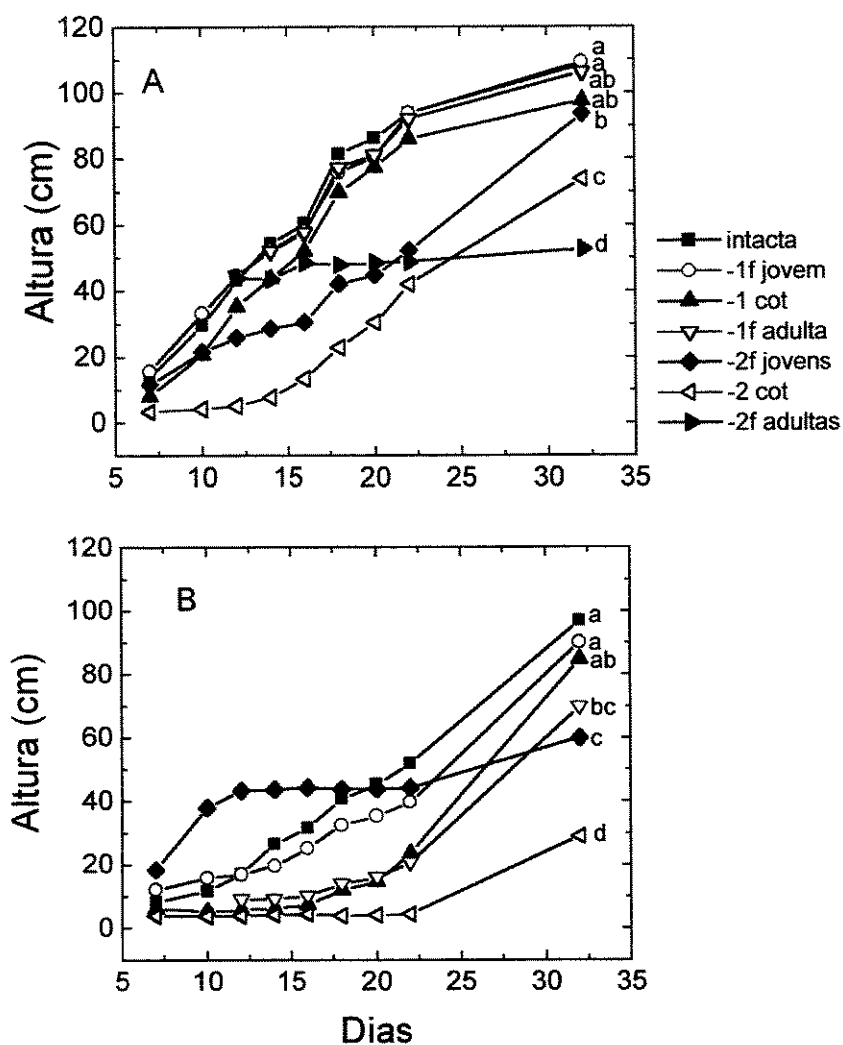


Figura 37. Altura em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. A: 14% da DFF (sombreamento intermediário); B: 1,64% da DFF (sombreamento intenso). As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

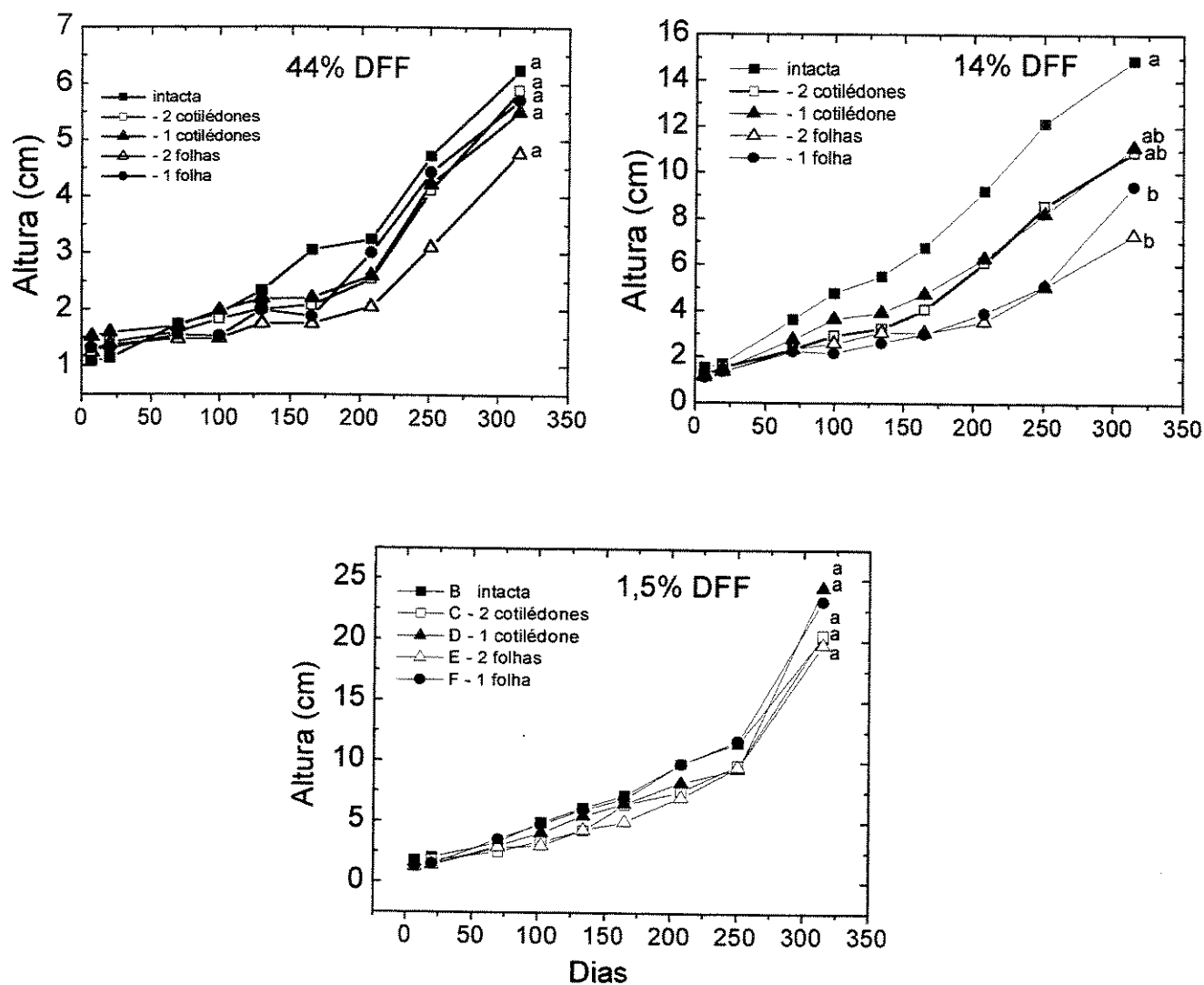


Figura 38. Altura em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias nas diferentes condições da DFF. Note, valores do eixo y são distintos. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

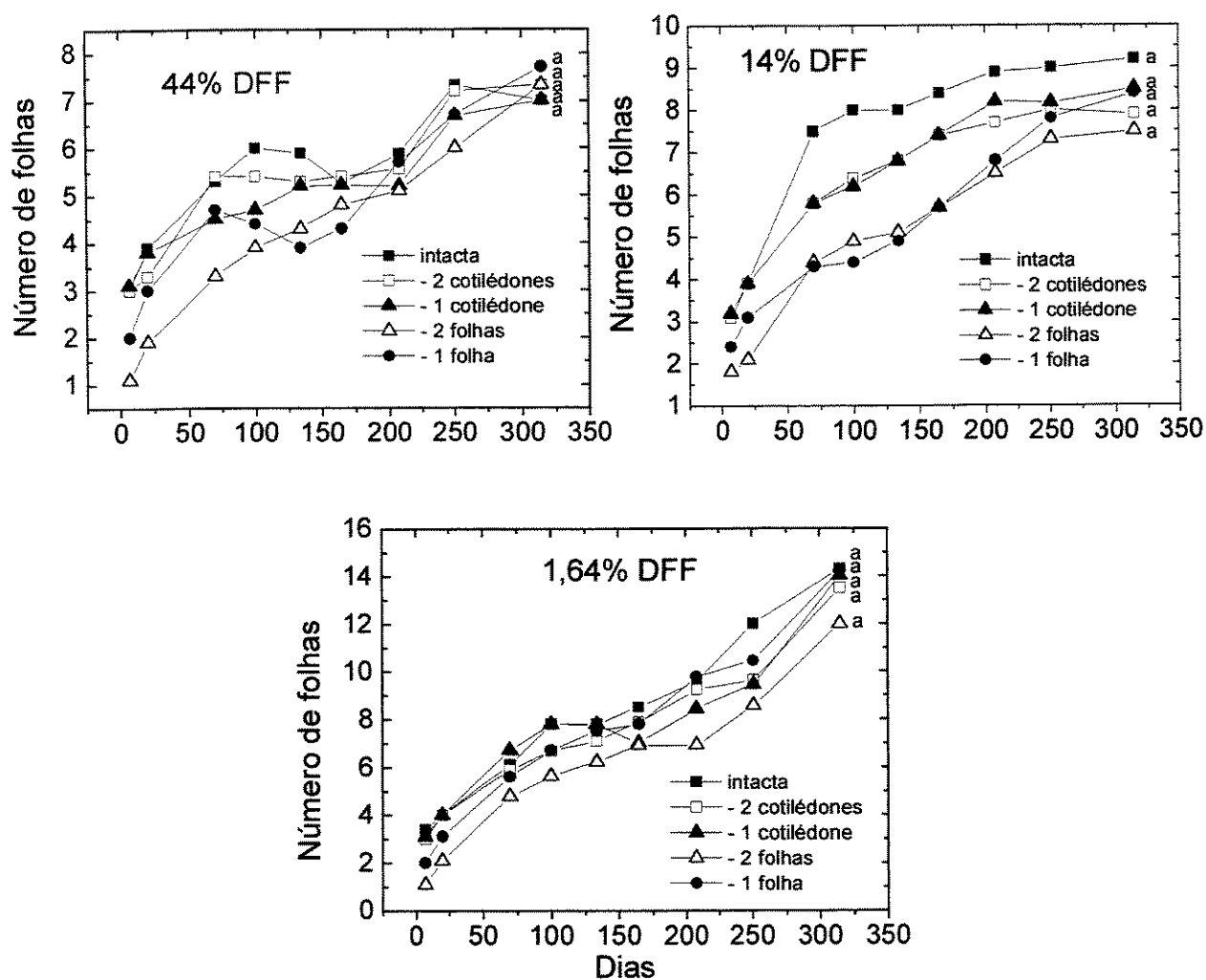


Figura 39. Número de folhas em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias nas diferentes condições da DFF. Note eixo y, valores distintos. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

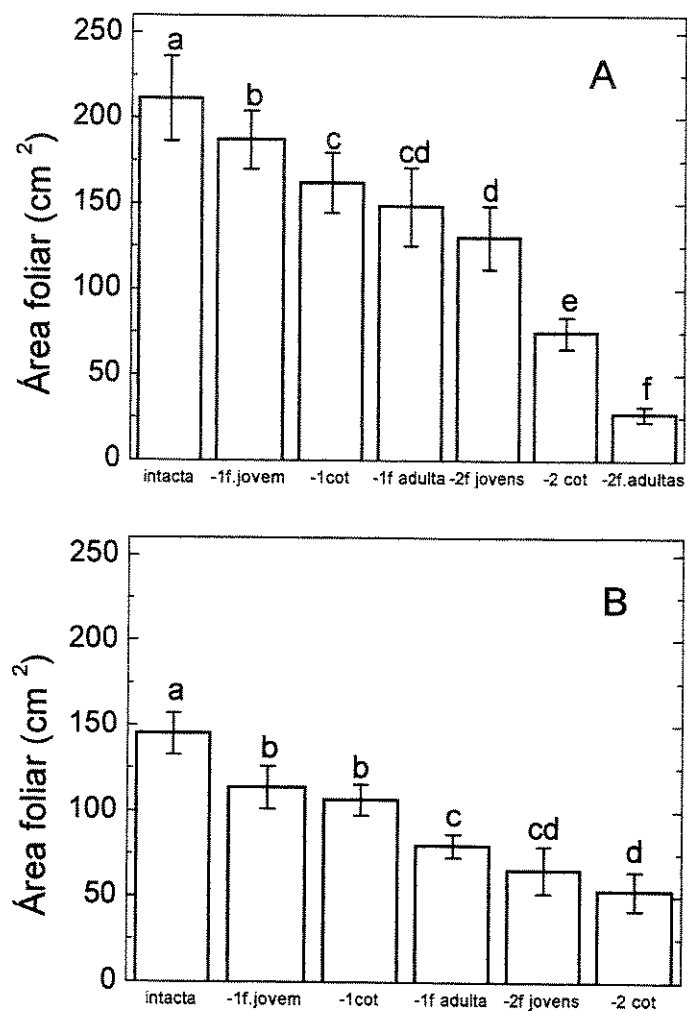


Figura 40. Área foliar em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. A = sombreamento intermediário (14% da DFF), B = sombreamento intenso (1,64% da DFF). As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

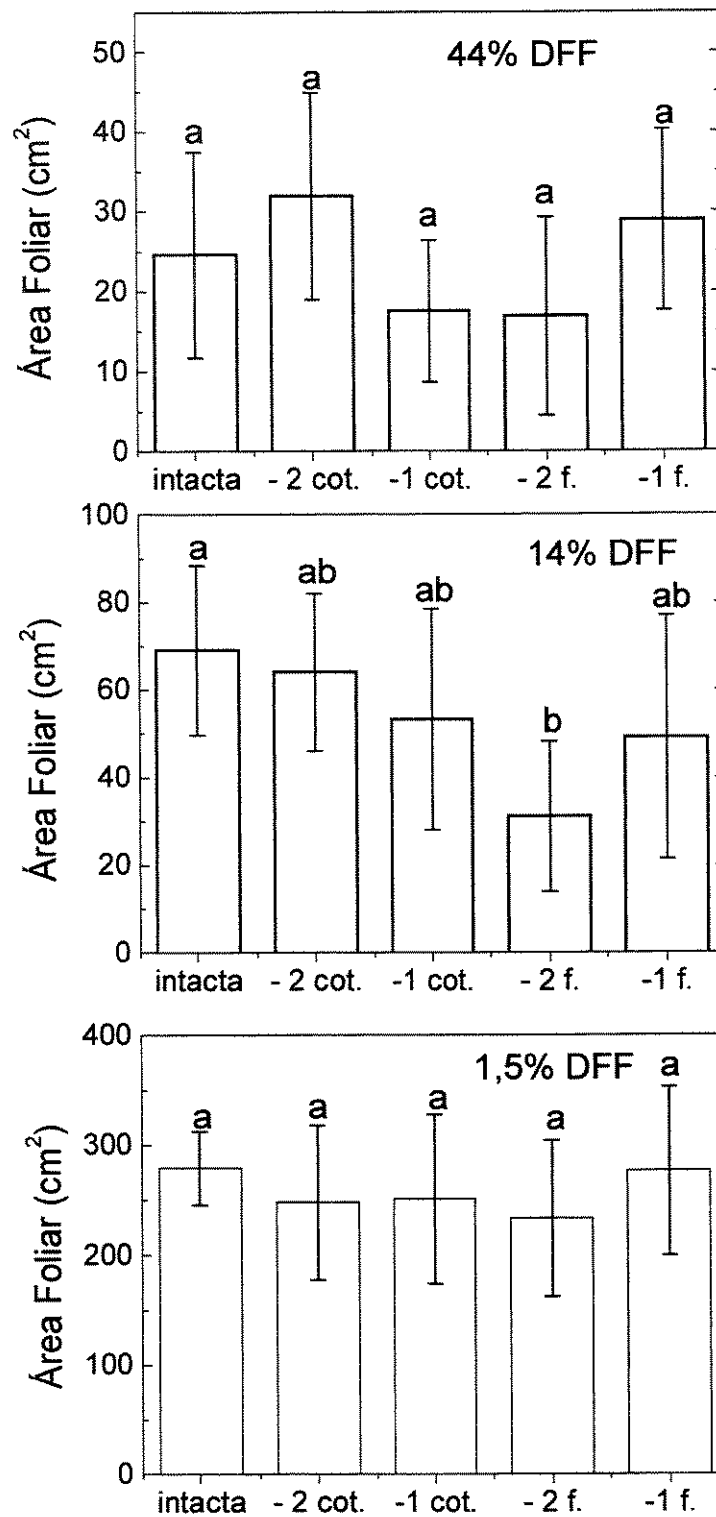


Figura 41. Área foliar em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias. Note, eixo y, valores distintos. As letras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade). As barras indicam o desvio padrão da média.

4.5.2 Massa seca do caule, folhas e raiz, massa seca total, razão raiz/parte aérea (R/PA) e taxas de crescimento relativo

De maneira geral, a remoção parcial e total de cotilédones e folhas primárias afetaram adversamente a produção de biomassa do caule, folhas e raiz resultando em diminuição da massa total nas plantas de *Canavalia*. Porém, a magnitude desta resposta variou de acordo com as condições de crescimento (Tabelas 34 e 35). A excisão de apenas uma folha jovem ou um cotilédone não resultou em diferenças de massa do caule e raiz nas duas condições de crescimento, quando estes dois tratamentos são comparados entre si. Quando mantidas em sombreamento intenso (1,64% da DFF), a remoção de uma folha adulta ocasionou a redução da massa do caule e folhas quando comparadas com plantas que tiveram uma folha jovem removida. Em condições de 14% da DFF (sombreamento intermediário), a massa do caule e folhas foi significativamente reduzida em plantas com remoção total dos cotilédones e folhas adultas comparadas às plantas intactas. Em 1,64% da DFF não foram observadas diferenças na massa das folhas entre plantas com remoção total de folhas jovens e cotilédones.

Com relação à massa seca total da planta, em sombreamento intermediário (14% DFF) o efeito da excisão de um cotilédone foi maior quando comparado com plantas que tiveram uma folha jovem removida, mas não o foi quando estes dois tratamentos são comparados nas condições de 1,6%. Aumento da razão raiz/parte aérea (R/PA) foi verificado em plantas com dois cotilédones e duas folhas adultas removidas sob sombreamento intermediário, enquanto que em sombreamento intenso o aumento da R/PA foi observado em plantas com remoção de uma folha adulta, duas folhas jovens e dois cotilédones. A alteração da razão raiz/parte aérea nestes tratamentos seria resultante de uma diminuição do crescimento da parte aérea.

Plantas de *Canavalia* que tiveram apenas uma folha jovem removida não apresentaram alterações das taxas de crescimento relativo quando comparadas às plantas intactas sob condições de sombreamento intermediário e ainda as plantas com remoção de um cotilédone e as plantas com remoção de uma folha adulta mostraram um crescimento de 69 e 58% em

relação ao controle, respectivamente. Mas sob sombreamento de 1,6% da DFF, as plantas de *Canavalia* que tiveram a remoção total ou parcial dos cotilédones e folhas primárias não foram capazes de manter um crescimento positivo (Tabela 35).

Tabela 34. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa seca total e taxa de crescimento relativo (TCR) em $\text{mg g}^{-1} \text{ dia}^{-1}$ em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob sombreamento intermediário (14%). R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
pl. intacta	0,47 a	0,58 a	0,18 a	1,24 a	0,18 c	36,80 a
-1f. jovem	0,39 b	0,50 b	0,16 b	1,05 b	0,17 c	30,84 ab
-1 cot.	0,35 bc	0,42 c	0,14 b	0,91 c	0,19 c	25,48 bc
-1f. adulta	0,32 c	0,34 cd	0,14 b	0,81 c	0,22 c	21,39 c
-2f jovens	0,21 b	0,28 d	0,09 c	0,58 d	0,18 c	10,28 d
-2 cot	0,17 d	0,18 e	0,10 c	0,47 d	0,30 b	1,78 e
-2f. adultas	0,10 e	0,05 f	0,07 d	0,23 e	0,43 a	-21,46 f

Tabela 35. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em $\text{mg g}^{-1}\text{dia}^{-1}$ em plantas de *Canavalia* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob sombreamento intenso (1,64%). R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
pl. intacta	0,18 a	0,25 a	0,06 a	0,49 a	0,14 b	4,25 a
-1f. jovem	0,12 b	0,19 b	0,05 b	0,37 b	0,15 b	-6,49 b
-1 cot.	0,12 b	0,18 b	0,04 b	0,35 b	0,15 b	-7,85 b
-1f. adulta	0,09 c	0,13 c	0,04 b	0,26 c	0,19 a	-18,33 c
-2f jovens	0,11 bc	0,11 cd	0,04 b	0,26 c	0,21 a	-18,63 c
-2 cot	0,04 d	0,10 d	0,03 c	0,17 d	0,20 a	-33,00 d

A remoção de cotilédones e folhas primárias não afetaram a produção de massa do caule, folhas e raiz nas plantas de *Gouania*, quando crescidas em condições de 44 e 1,64% da DFF (Tabelas 36 e 38). Também as taxas de crescimento relativo mantiveram-se semelhantes às das plantas controle nestas duas condições. Porém o mesmo não ocorre quando as plantas foram mantidas em condições de 14% da DFF. Nesta situação, a remoção de duas ou uma folha primária afetou adversamente a produção de massa do caule, enquanto que a produção de biomassa de folhas e raízes foi afetada pela remoção de duas folhas primárias. Do mesmo modo, as taxas de crescimento relativo foram afetadas pela remoção de duas folhas primárias (Tabela 37).

Tabela 36. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em $\text{mg g}^{-1}\text{dia}^{-1}$ em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 44% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
pl. intacta	0,10 a	0,15 a	0,12 a	0,37 a	0,47 a	12,02 a
-2 cot.	0,08 a	0,18 a	0,10 a	0,36 a	0,41 a	12,27 a
-1 cot.	0,04 a	0,10 a	0,05 a	0,21 a	0,38 a	10,38 a
-2 folhas	0,06 a	0,15 a	0,08 a	0,30 a	0,37 a	11,42 a
-1 folha	0,08 a	0,17 a	0,11 a	0,36 a	0,43 a	12,05 a

Tabela 37. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em $\text{mg g}^{-1}\text{dia}^{-1}$ em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 14% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
pl. intacta	0,24 a	0,28 a	0,16 ab	0,68 a	0,29 b	14,23 a
-2 cot.	0,16 ab	0,24 ab	0,18 a	0,58 ab	0,46 a	13,68 a
-1 cot.	0,15 ab	0,20 ab	0,10 ab	0,45 ab	0,28 b	12,70 ab
-2 folhas	0,06 b	0,11 b	0,06 b	0,24 b	0,36 ab	9,88 b
-1 folha	0,10 b	0,18 ab	0,10 ab	0,39 ab	0,35 ab	11,94 ab

Tabela 38. Massa seca do caule, folhas, raiz, massa total e taxa de crescimento relativo (TCR) em $\text{mg g}^{-1}\text{dia}^{-1}$ em plantas de *Gouania* submetidas à remoção de cotilédones e folhas primárias sob 1,64% da DFF. R/PA = razão raiz parte aérea. As letras ao lado dos resultados comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5%).

Tratamento	Massa Seca (g)				R/PA	TCR
	Caule	Folhas	Raiz	Total		
pl. intacta	0,19 a	0,47 a	0,10 a	0,77 a	0,15 a	14,81 a
-2 cot.	0,20 a	0,43 a	0,12 a	0,76 a	0,17 a	14,66 a
-1 cot.	0,25 a	0,45 a	0,11 a	0,86 a	0,16 a	14,94 a
-2 folhas	0,21 a	0,43 a	0,12 a	0,77 a	0,19 a	14,60 a
-1 folha	0,23 a	0,49 a	0,10 a	0,83 a	0,14 a	14,88 a

4.5.3 Razões da massa seca do caule (RMC), folhas (RMF) e raiz (RMR)

De forma geral, plantas de *Canavalia* com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias jovens não mostraram alterações da RMC em sombreamento intermediário. Maior alocação para o caule pode ser verificada em plantas com as folhas adultas removidas sob sombreamento intermediário (Figura 42). A RMF foi significativamente reduzida quando as duas folhas adultas foram removidas e ainda, a remoção de dois cotilédones ocasionou também a redução da RMF em relação às plantas intactas. Foi verificada maior alocação da RMR em plantas com dois cotilédones e duas folhas adultas removidas. Nos demais tratamentos, não se verificou alteração da RMR.

Sob sombreamento intenso, os padrões de alocação dos fotossintatos alteraram-se (Figura 43). A remoção de dois cotilédones resultou em diminuição significativa da RMC, porém a translocação de fotossintatos para folhas e raízes foi maior nestas plantas. Sob condições de sombreamento intermediário (Figura 42) e de casa de vegetação (Figura 32), quando as plantas tiveram as duas folhas primárias removidas, houve um aumento da alocação em torno das folhas (RMF). Isto não foi observado sob sombreamento intenso: plantas com duas folhas jovens removidas apresentaram redução significativa da RMF em relação aos demais tratamentos. A RMR foi maior em plantas com remoção de uma folha adulta, duas folhas jovens e dois cotilédones.

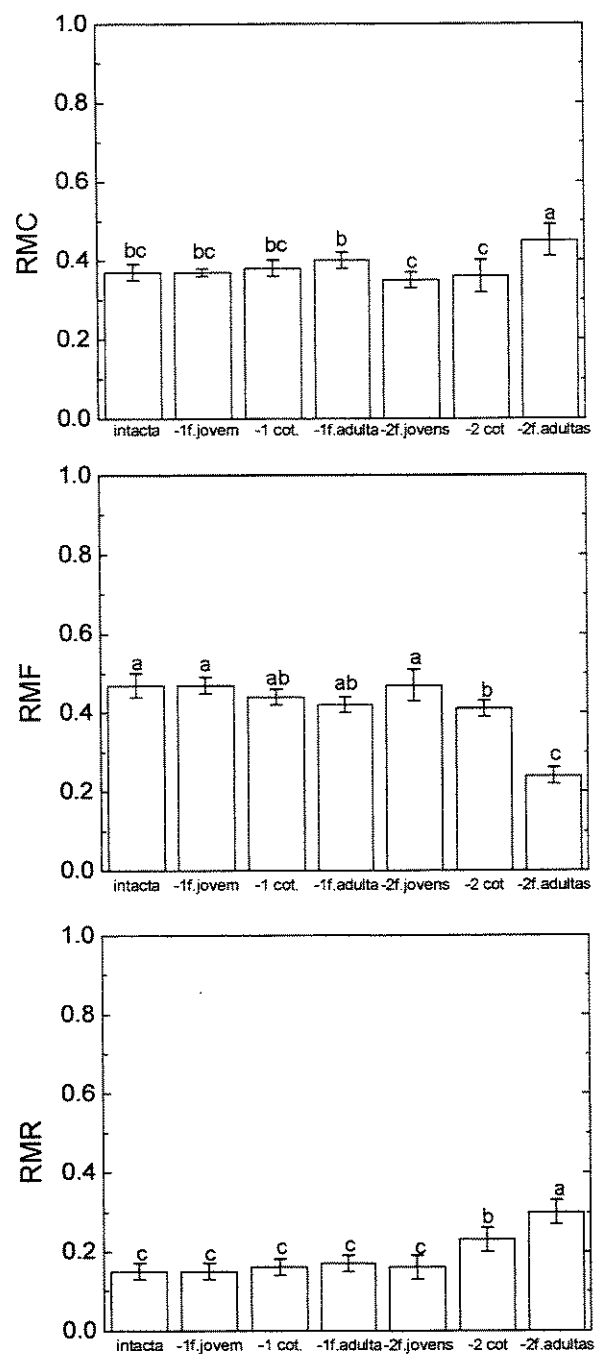


Figura 42. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca de raiz (RMR) em plantas de *Canavalia*, mantidas sob sombreamento intermediário (14% da DFF) com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias. As letras acima das barras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey 5% de probabilidade).

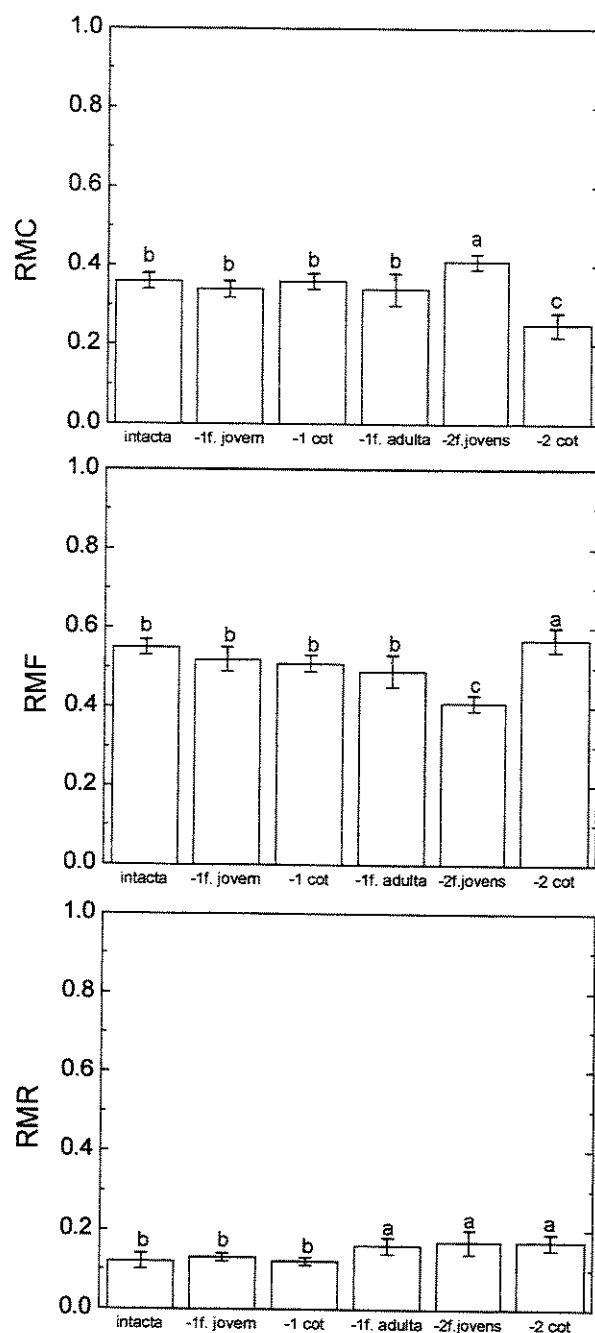


Figura 43. Razão de massa do caule (RMC), razão de massa foliar (RMF) e razão de massa da raiz (RMR) em plantas de *Canavalia* mantidas em sombreamento intenso (1,64% da DFF) com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias. As letras acima das barras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

Alterações nos padrões de alocação de fotossintatos para caule, folhas e raízes não foram verificadas em *Gouania* com remoção total e parcial de cotilédones e com remoção total e parcial de folhas primárias. Esta situação foi observada quando as plantas foram mantidas em 44 e 1,6% da DFF (Figuras 44 e 46).

O mesmo não ocorreu quando plantas de *Gouania* cresceram em condições de 14% da DFF. A remoção de dois cotilédones reduziu significativamente a alocação de fotossintatos para o caule e aumentou a alocação para o sistema radicular, quando comparadas às plantas intactas (Figura 45). Também a remoção total e parcial de folhas primárias ocasionaram redução da RMC em relação ao controle. A razão de massa foliar manteve-se inalterada quando comparada com plantas intactas e com plantas que tiveram remoção de cotilédones e folhas primárias (Figura 45).

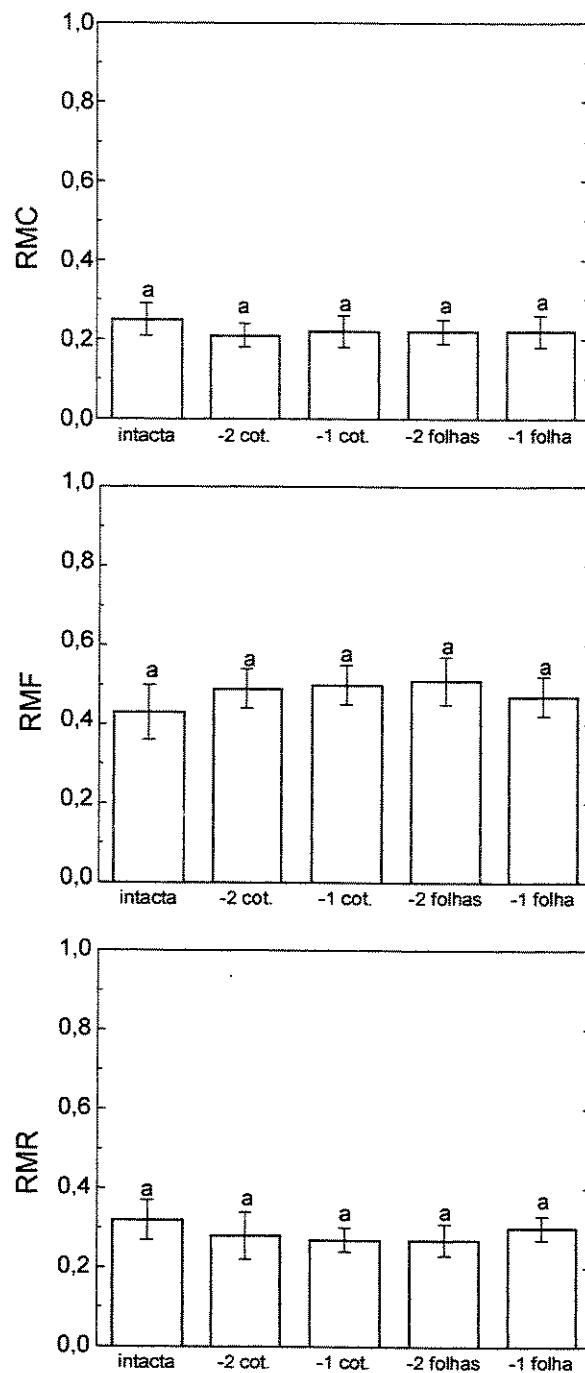


Figura 44. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR) em plantas de *Gouania* mantidas em condições de 44% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias. As letras acima das barras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

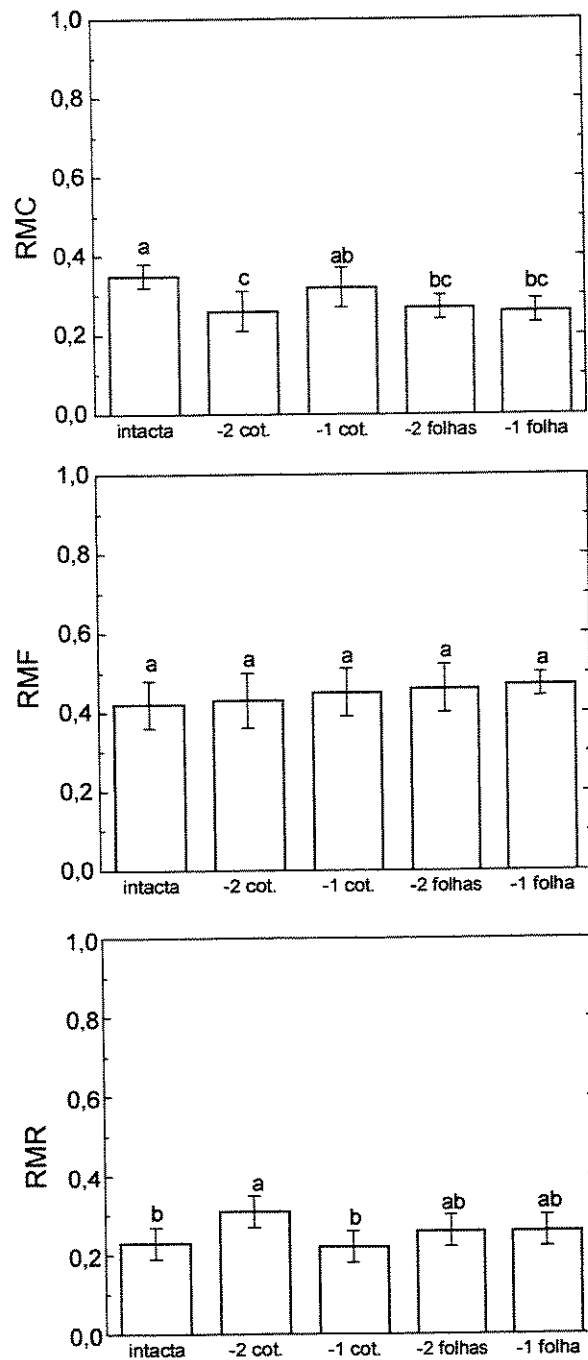


Figura 45. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca de raiz (RMR) em plantas de *Gouania* mantidas em condições de 14% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias. As letras acima dos barras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey 5% de probabilidade).

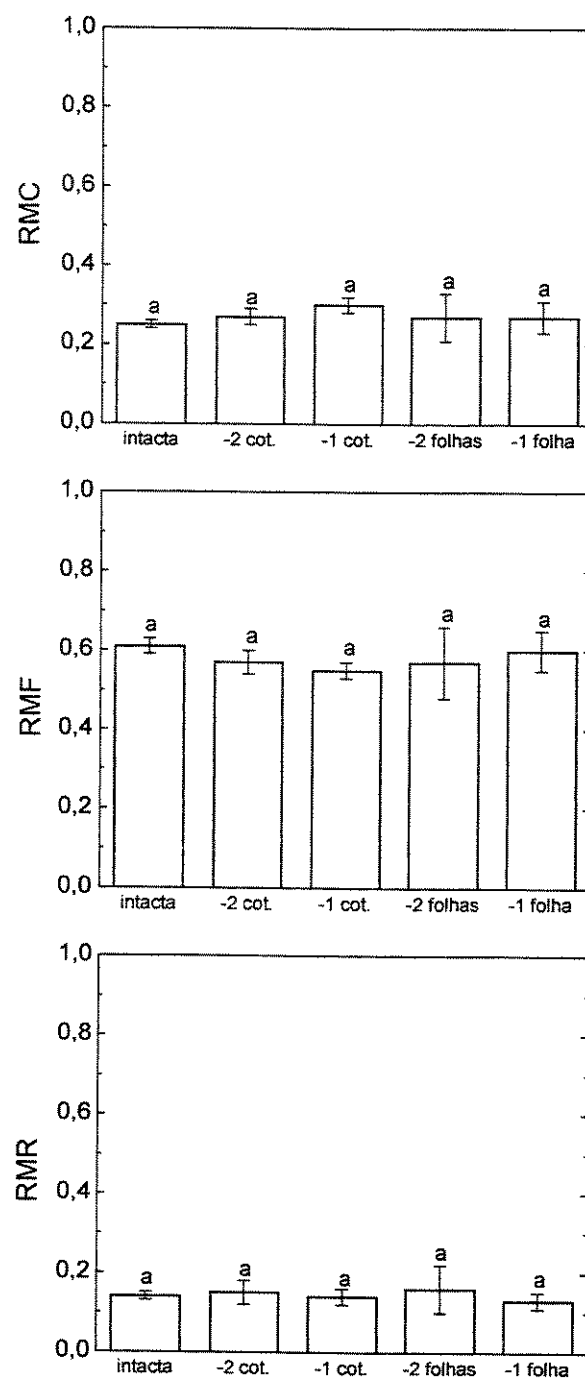


Figura 46. Razão de massa seca do caule (RMC), razão de massa seca foliar (RMF) e razão de massa seca da raiz (RMR) em plantas de *Gouania* mantidas em condições de 1,64% da DFF com remoção total e parcial de cotilédones e folhas primárias. As letras acima das barras comparam as médias entre os tratamentos (Tukey, 5% de probabilidade).

Efeito dos Diferentes Níveis de Sombreamento sobre a Atividade Fotossintética

4.6 Medidas de trocas gasosas

4.6.1 DFF (densidade de fluxo de fótons) e temperatura foliar

O curso diário da densidade de fluxo de fótons incidente sobre as plantas de *Canavalia* bem como a variação da temperatura foliar são mostrados na Figura 47. Em condições de radiação plena, a densidade mais alta foi encontrada próxima ao meio dia e alcançou valores em torno de $1.620 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 47A). Nos demais tratamentos a radiação máxima incidente ficou em 568, 165,2 e $28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em radiação plena, a temperatura foliar chegou a 39°C . As folhas sob sombreamento tiveram a sua temperatura reduzida gradualmente sendo os valores máximos de 36,8; 35,9 e $36,2^{\circ}\text{C}$ nas condições de, 40, 10 e 1,5% da DFF (Figuras 47B, 47C e 47D) respectivamente.

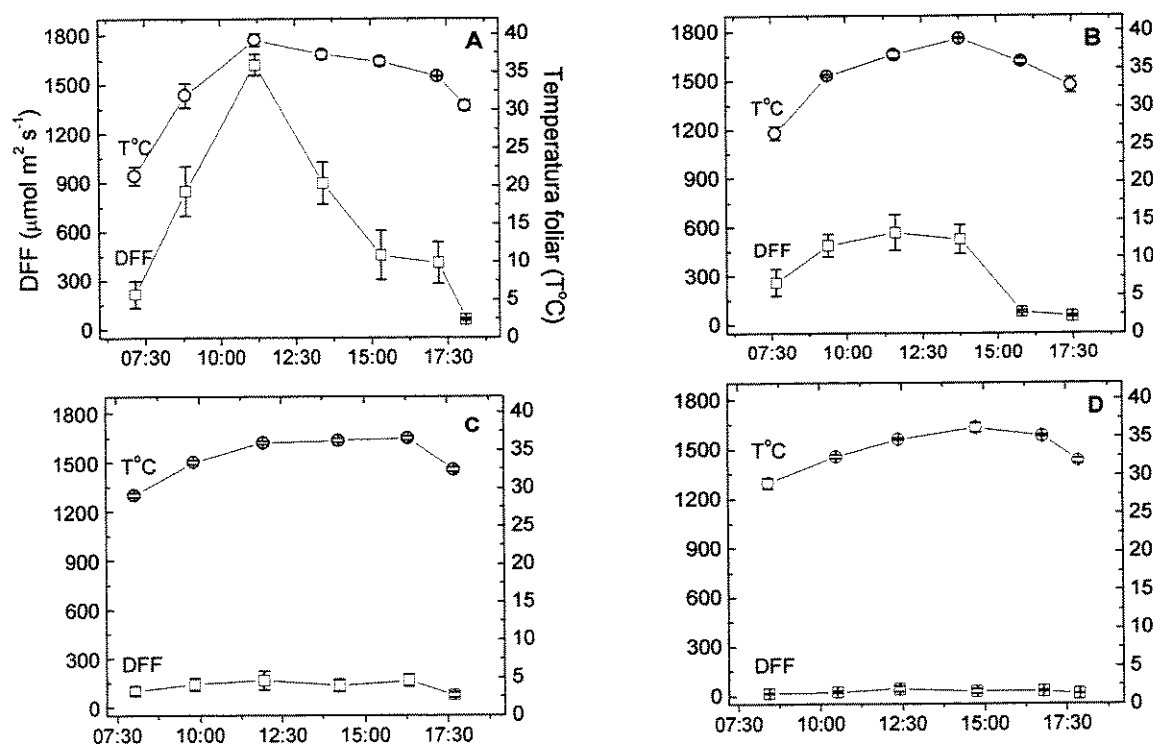


Figura 47. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$) em plantas de *Canavalia* no dia das medidas de trocas gasosas - 06/03/02. Os dados mostram a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento. A = radiação plena; B = 40% da DFF; C = 10% da DFF; D = 1,5% da DFF.

Em *Gouania*, a DFF sob radiação plena atingiu a ordem de $1.652 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e a temperatura foliar máxima foi 39°C (Figura 48A). Sob sombreamento, a temperatura foliar chegou a $34,8^\circ\text{C}$ e a DFF máxima ficou reduzida em 707, 227 e $46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figuras 48B, 48C e 48D).

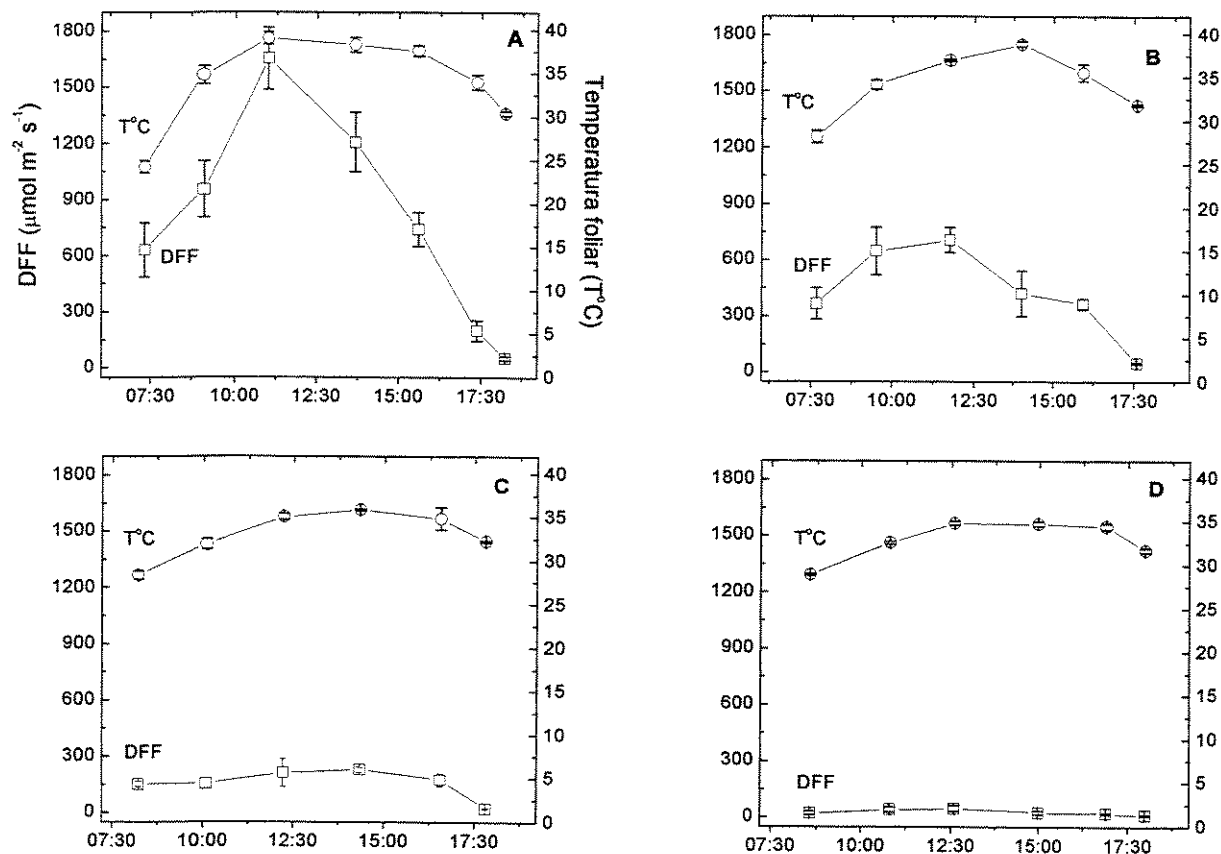


Figura 48. Densidade de fluxo de fótons (DFF) em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e temperatura foliar ($^\circ\text{C}$) em plantas de *Gouania* no dia das medidas de trocas gasosas - 06/03/02. Os dados mostram a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento. A = radiação plena; B = 40% da DFF; C = 10% da DFF; D = 1,5% da DFF.

4.6.2 Curvas de andamento diário da A_{CO_2} , E , g_s e C_i

Conforme as curvas de andamento diário, os maiores valores de assimilação ocorreram no período matutino tanto para as plantas sob radiação plena como para as plantas em 40% da DFF (Figuras 49 e 51). Nestas mesmas condições, os maiores valores de g_s foram verificados logo no início da manhã (Figura 49). No decorrer do período, observa-se uma forte queda na taxa de assimilação em *Canavalia*, que foi acompanhada paralelamente pela queda nas taxas de transpiração e condutância estomática (Figura 49). Esta queda foi menos acentuada em *Gouania* (Figura 51). No entanto, ambas as espécies apresentaram uma recuperação das taxas de assimilação, taxas de condutância e transpiração no período da tarde, entre as 14 e 16 horas, chegando a valores próximos àqueles encontrados no início do dia.

Sob 10% da DFF, as maiores taxas de assimilação ocorreram entre as 8 e 9 horas da manhã e também próximo às 15 horas (Figura 50). Da mesma forma que as plantas sob condições de radiação plena, as plantas de *Canavalia* em 10% da DFF apresentaram redução dos valores de assimilação, g_s e transpiração acompanhado de recuperação no período vespertino (Figura 50). Em *Gouania* a 10% da DFF tal padrão não foi observado (Figura 52) e neste caso, os maiores valores de assimilação foram observados ao redor do meio dia.

Plantas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas sob 1,5% da densidade de fluxo de fótons apresentaram baixas taxas de assimilação (2 e $3 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) ao longo do dia, sendo que as maiores taxas obtidas foram próximas ao meio dia (Figuras 50 e 52). A queda nos valores da condutância estomática é verificada no decorrer do período vespertino (a partir das 12.00h). De forma geral, observou-se queda nos valores da concentração interna do CO_2 concomitante aos baixos valores de g_s , exceto nas condições de 1,5% da DFF.

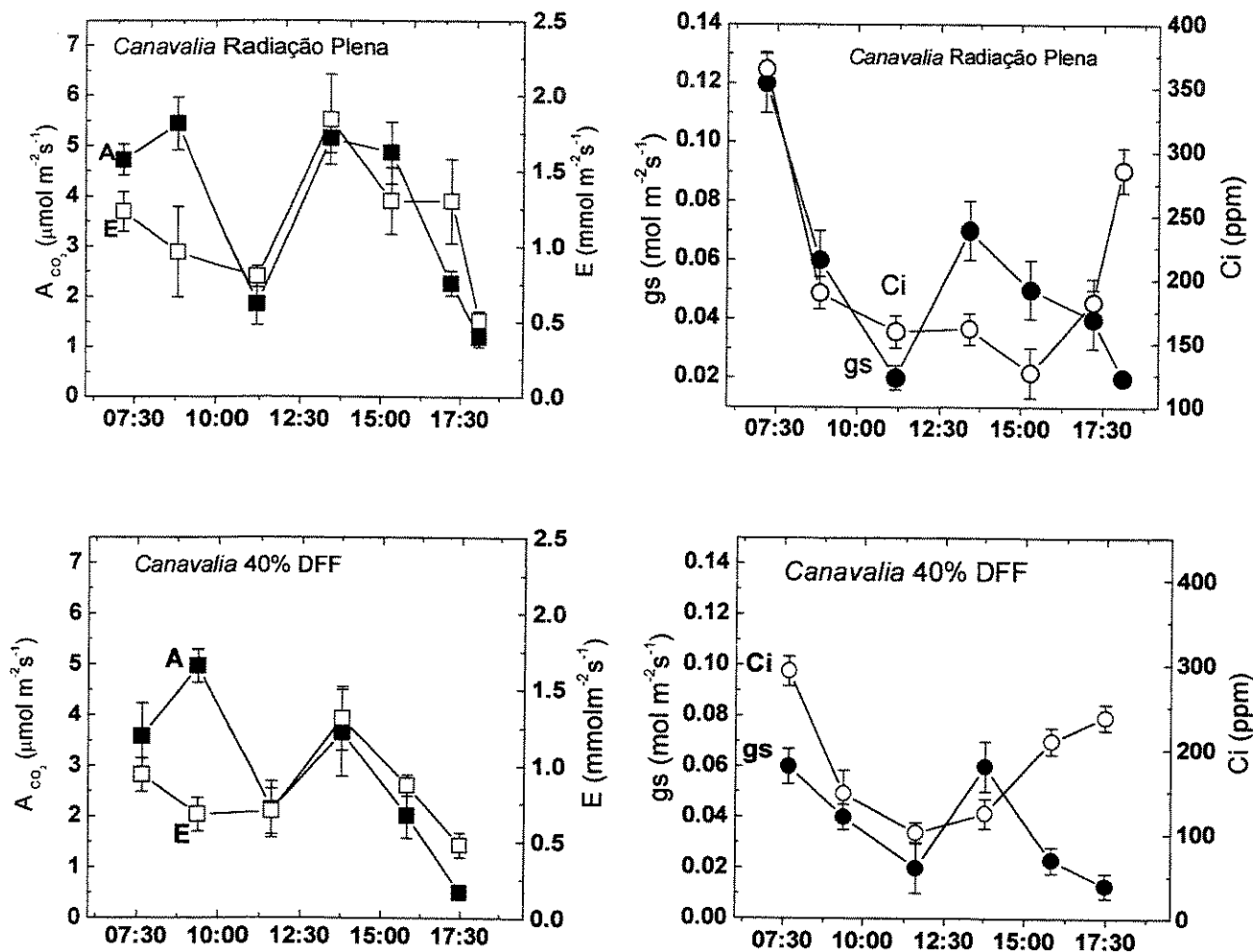


Figura 49. Curso diário da Assimilação do CO_2 (A_{CO_2}), transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de *Canavalia* sob condições de radiação plena e 40% da DFF. Símbolos fechados: A e gs ; símbolos abertos: E e Ci . Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.

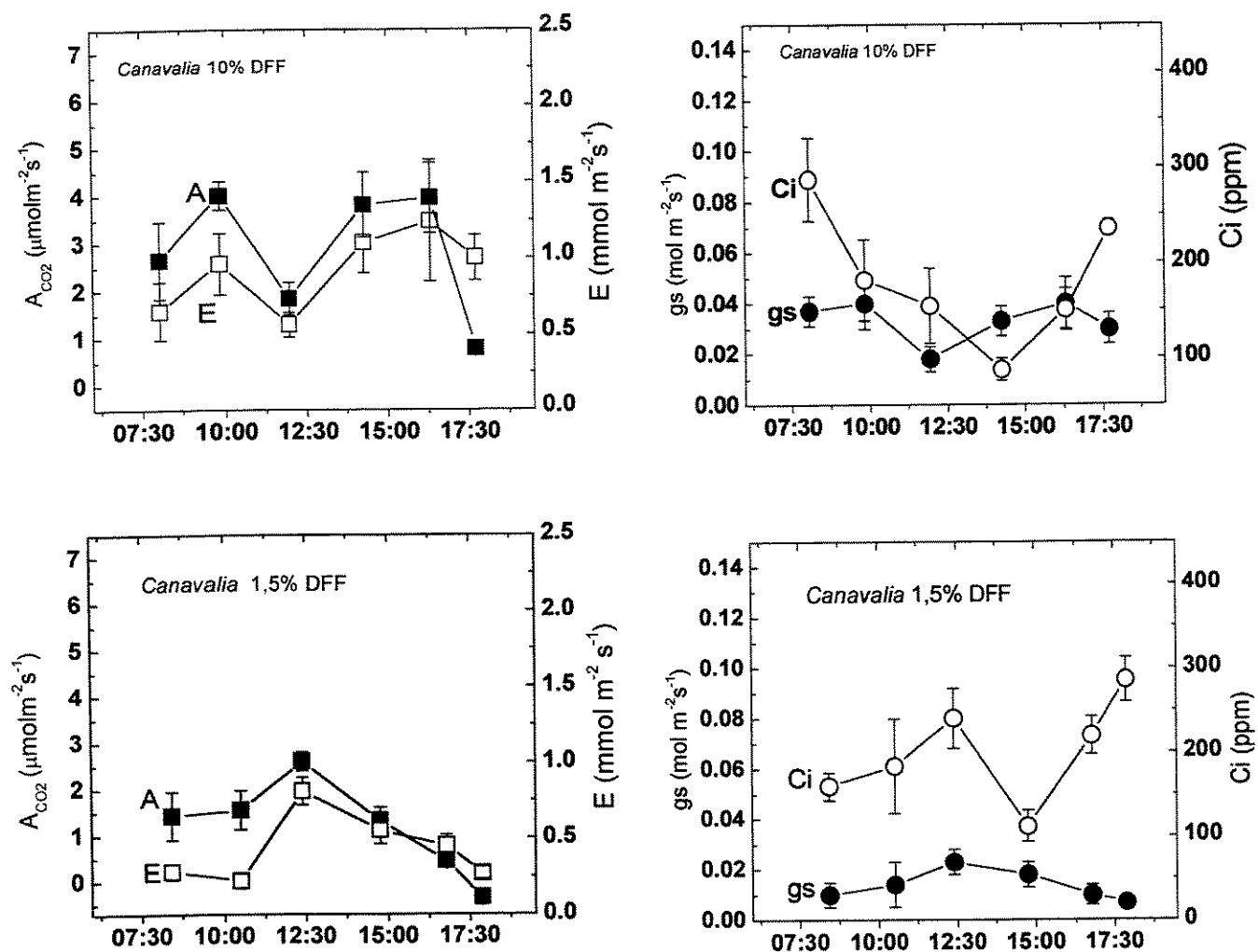


Figura 50. Curso diário da assimilação do CO_2 (A_{CO_2}), transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (Ci) em plantas de *Canavalia* sob condições de 10 e 1,5% da DFF. Símbolos fechados: A e gs ; símbolos abertos: E e Ci . Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.

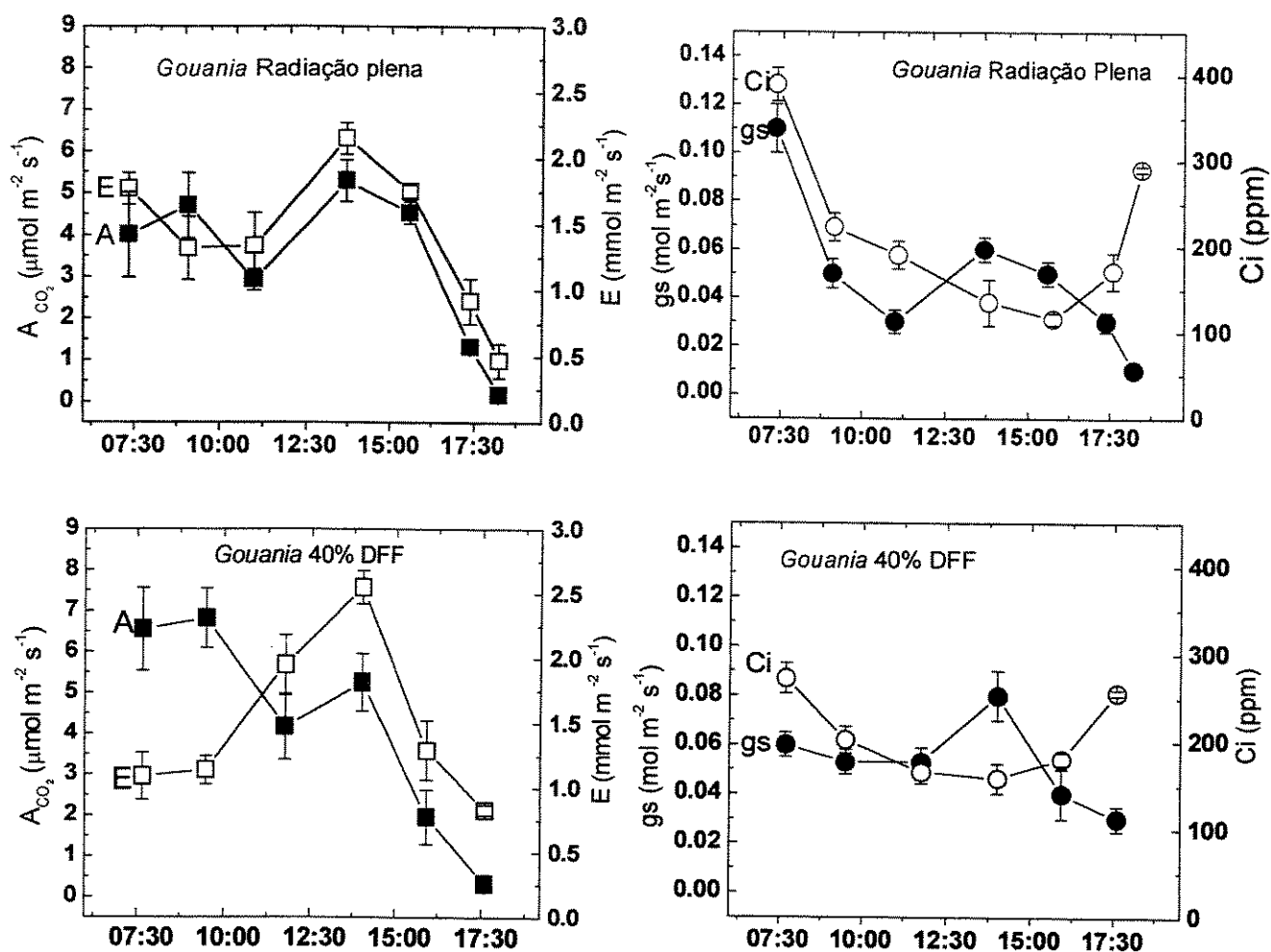


Figura 51. Curso diário da assimilação do CO_2 (A_{CO_2}) e transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (C_i) em plantas de *Gouania* sob condições de radiação plena e 40% da DFF. Símbolos fechados: A e gs ; símbolos abertos: E e C_i . Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.

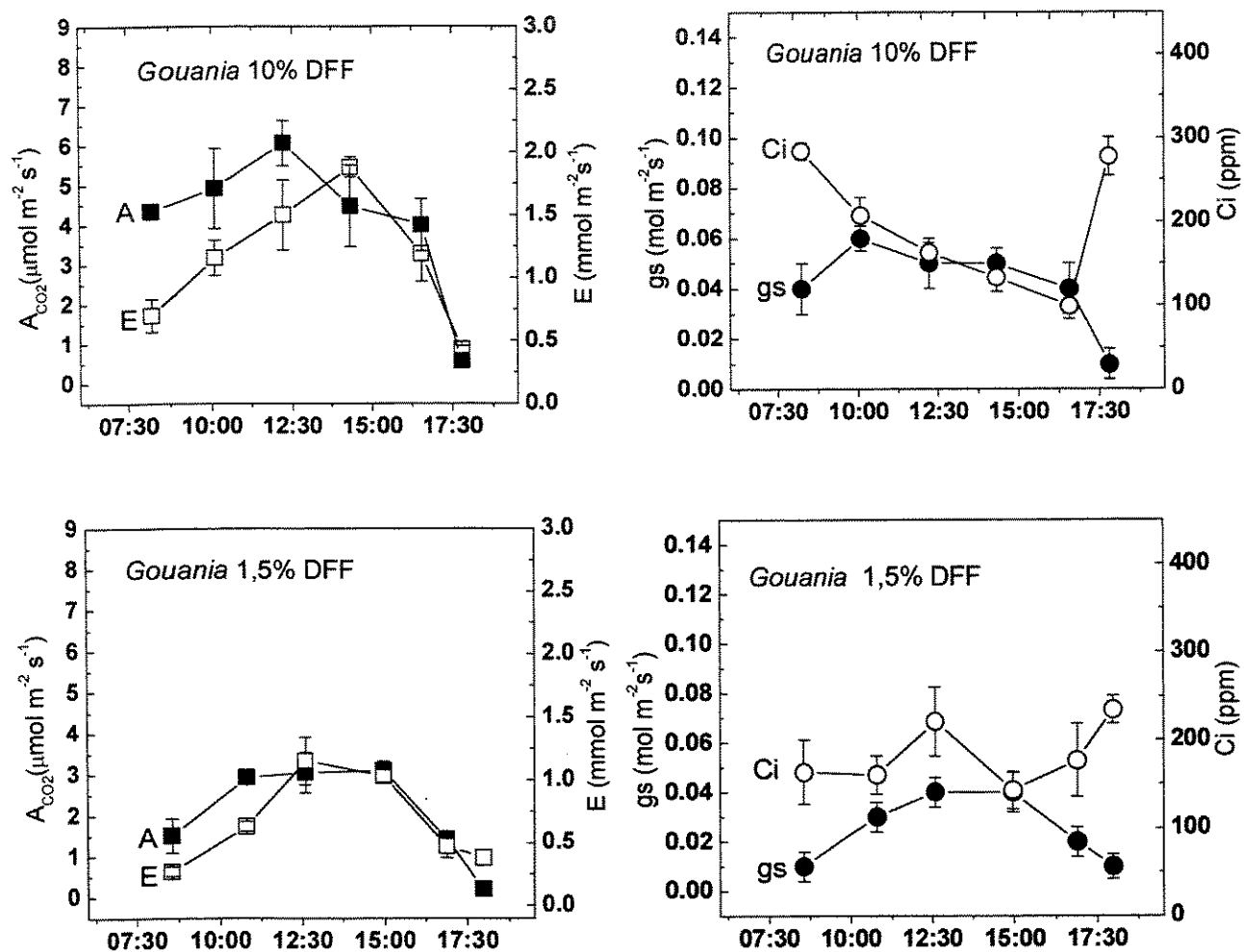


Figura 52. Curso diário da assimilação do CO_2 (A_{CO_2}) e transpiração (E); condutância estomática (gs) e concentração interna do CO_2 (C_i) em plantas de *Gouania* sob condições de 10 e 1,5% da DFF. Símbolos fechados: A e gs ; símbolos abertos: E e C_i . Os dados representam a média e o desvio padrão em 4 plantas/tratamento.

4.6.3 Curvas de resposta da assimilação em função da irradiância

Por meio do ajuste das curvas da assimilação do CO₂ x radiação, pôde-se estimar a taxa de assimilação máxima e o ponto de compensação de luz nas plantas mantidas em radiação plena e em sombreamento de 1,5% da DFF (Figuras 53 e 54).

Ambas as espécies apresentaram maiores taxas de assimilação quando crescidas em sol pleno (4,30 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Nestas mesmas condições, o ponto de compensação de luz foi da ordem de 23,51 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Canavalia* e 31,32 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em *Gouania*. Estas curvas indicam também que, a densidade de fluxo de fótons próximas a 600 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ foram suficientes para saturar a fotossíntese em ambas as espécies. Tal resultado foi observado nas curvas de andamento diário, onde as maiores taxas de assimilação ocorreram no início da manhã e também no início da tarde, horários estes em que a radiação fotossinteticamente ativa estava um pouco acima deste valor (Figuras 47A e 48A).

Quando mantidas em sombreamento de 1,5% da DFF, *Canavalia* e *Gouania* mostraram taxas de assimilação mais baixas (em torno de 2 $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). O ponto de compensação de luz foi aproximadamente 36,80 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Canavalia* e 17,12 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para *Gouania* (Figuras 53 e 54). De forma geral, *Canavalia* quando crescida sob sombreamento baixo apresenta saturação da fotossíntese em irradiâncias na ordem de 250 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ enquanto *Gouania* exibe pontos de saturação lumínicas mais baixos, na ordem de 125 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

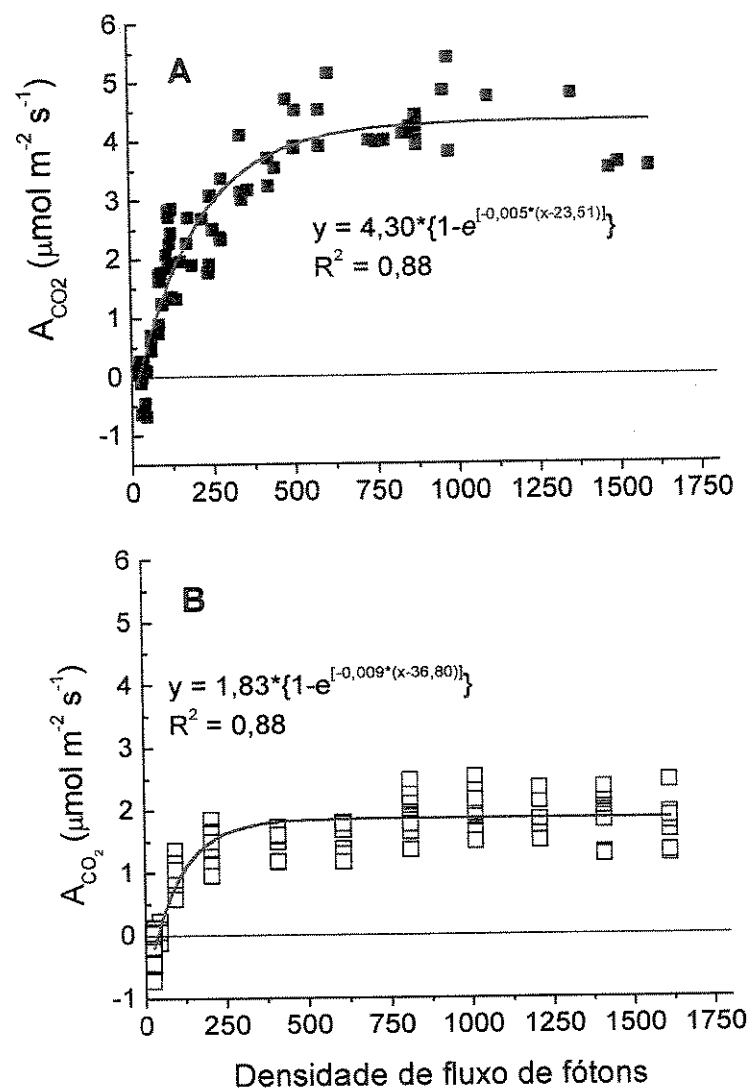


Figura 53. Taxa de assimilação líquida do CO_2 (A_{CO_2}) em função do aumento da densidade de fluxo de fótons em plantas de *Canavalia* ($n = 3$) sob condições de radiação plena (A - símbolos cheios) e 1,5% da DFF (B - símbolos vazios).

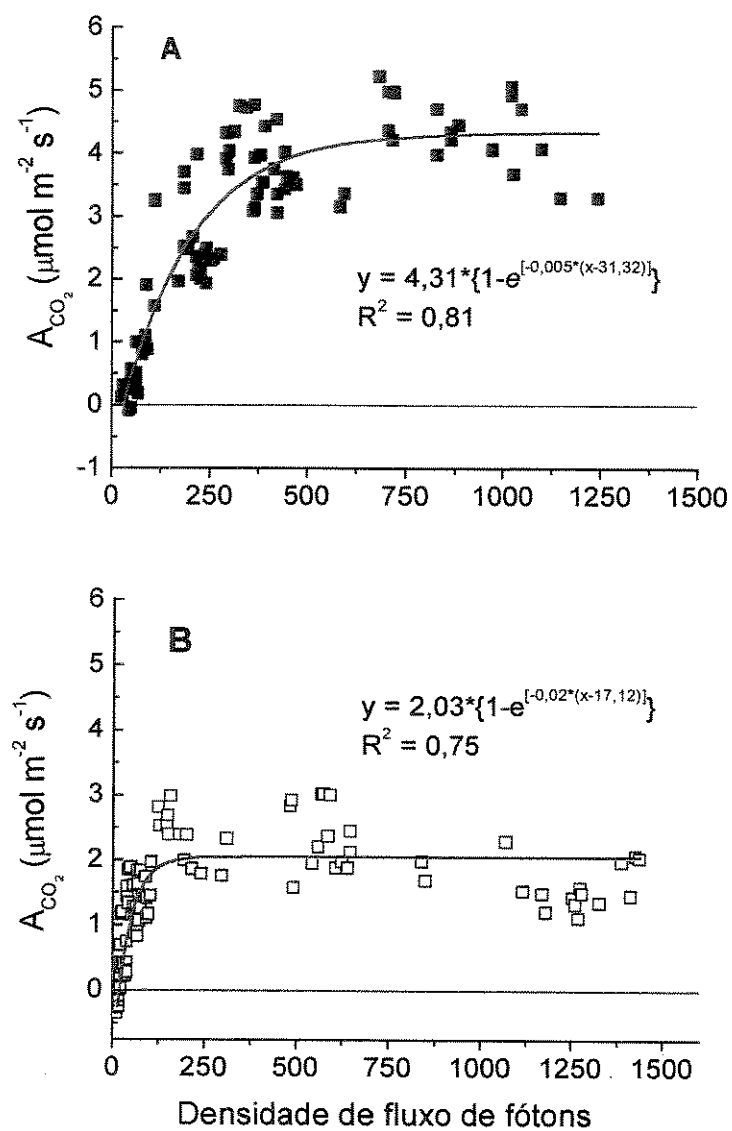


Figura 54. Taxa de assimilação líquida do CO_2 (A_{CO_2}) em função do aumento da densidade de fluxo de fótons em plantas de *Gouania* ($n = 3$) sob condições de radiação plena (A - símbolos cheios) e 1,5% da DFF (B - símbolos vazios).

4.6.4 Comparação da $A_{\text{máx}}$, $E_{\text{máx}}$ e $g_{\text{s máx}}$ e da EUA

Os parâmetros derivados das medidas de trocas gasosas são mostrados na Tabela 39. Plantas de *Canavalia* apresentaram as maiores taxas de assimilação, transpiração e condutância estomática sob radiação plena sendo $7,33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $2,79 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e $0,21 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. O aumento do nível do sombreamento, causou redução significativa das taxas de fotossíntese líquida e transpiração, com taxas mais baixas verificadas em 1,5% da DFF. Em *Gouania*, as taxas de trocas gasosas não foram alteradas em até 10% da DFF, ficando em torno de $6,43$ a $7,37 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A fotossíntese líquida nesta espécie foi apenas reduzida em sombreamento baixo (1,5%). Já a condutância estomática foi mais baixa a partir dos 40% da DFF e as taxas de transpiração mais baixas a partir de 10%.

A análise fatorial revelou que, plantas de *Gouania* alcançaram taxas fotossintéticas mais elevadas em relação à *Canavalia*, em 40, 10 e 1,5% da DFF, porém a taxa de transpiração foi superior em *Canavalia* sob radiação plena. Não houve interação significativa quando os parâmetros de condutância estomática foram analisados.

Apesar da maior taxa de transpiração verificada em *Canavalia* sob radiação plena, pôde-se observar nesta espécie que, a eficiência do uso da água, a qual trata da relação entre assimilação líquida do CO_2 e a quantidade de água perdida por transpiração, foi superior neste tratamento quando comparada à *Gouania* (Tabela 40). De modo oposto, em condições de sombreamento de 1,5% da DFF, plantas de *Gouania* foram superiores na eficiência do uso da água. Na Figura 55 são apresentados os valores da EUA nos diferentes horários do dia de medida, ou seja, no horário da assimilação máxima e assimilação mínima bem como no horário da maior e menor taxa de transpiração nas diferentes condições de luminosidade. Mesmo no horário de maior taxa de transpiração (Figuras 55C e 55G), ambas as espécies apresentaram valores da EUA superiores a $2 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$.

Tabela 39. Assimilação máxima $A_{\text{máx}}$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiração máxima $E_{\text{máx}}$ ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e condutância estomática máxima $g_{\text{s máx}}$ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em plantas de *Canavalia* (C) e *Gouania* (G) mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Resultados da ANOVA indicam interação significativa para $A_{\text{máx}}$ ($F = 13,92$ ***) e para $E_{\text{máx}}$ ($F = 10,22$ ***). Letras minúsculas comparam colunas, letras maiúsculas, linhas para cada parâmetro avaliado (TUKEY 5%). Não houve interação significativa para os dados de g_s ($F = 0,15$).

DFF	$A_{\text{máx}}$		$E_{\text{máx}}$		$g_{\text{s máx}}$	
	C	G	C	G	C	G
100%	7,33 a A	6,42 a A	2,79 a A	2,27 ab B	0,21 a A	0,23 a A
40%	5,47 b A	7,37 a B	1,94 b A	2,90 a B	0,08 b A	0,11 b A
10%	4,41 c A	6,43 a B	1,35 c A	1,93 b B	0,05 c A	0,07 bc A
1,5%	2,82 d A	3,52 b B	0,81 d A	1,20 c B	0,03 c A	0,04 c A

Para g_s : tratamento (espécie - A) $F = 9,42$ **; tratamento (Luz - B) $F = 159,86$ ***
interação espécie x luz $F = 0,15$ NS.

Tabela 40. Eficiência do uso da água na assimilação máxima em ($\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \text{mmolH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em plantas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Resultados da análise fatorial indica interação altamente significativa ($F = 30,11$ ***), letras minúsculas comparam colunas, letras maiúsculas, linhas (TUKEY 5%).

DFF	<i>Canavalia</i>	<i>Gouania</i>
100%	8,47a A	2,22 c B
40%	6,86 a A	5,41 a B
10%	4,60 b A	4,35 b A
1,5%	2,04 c B	3,04 c A

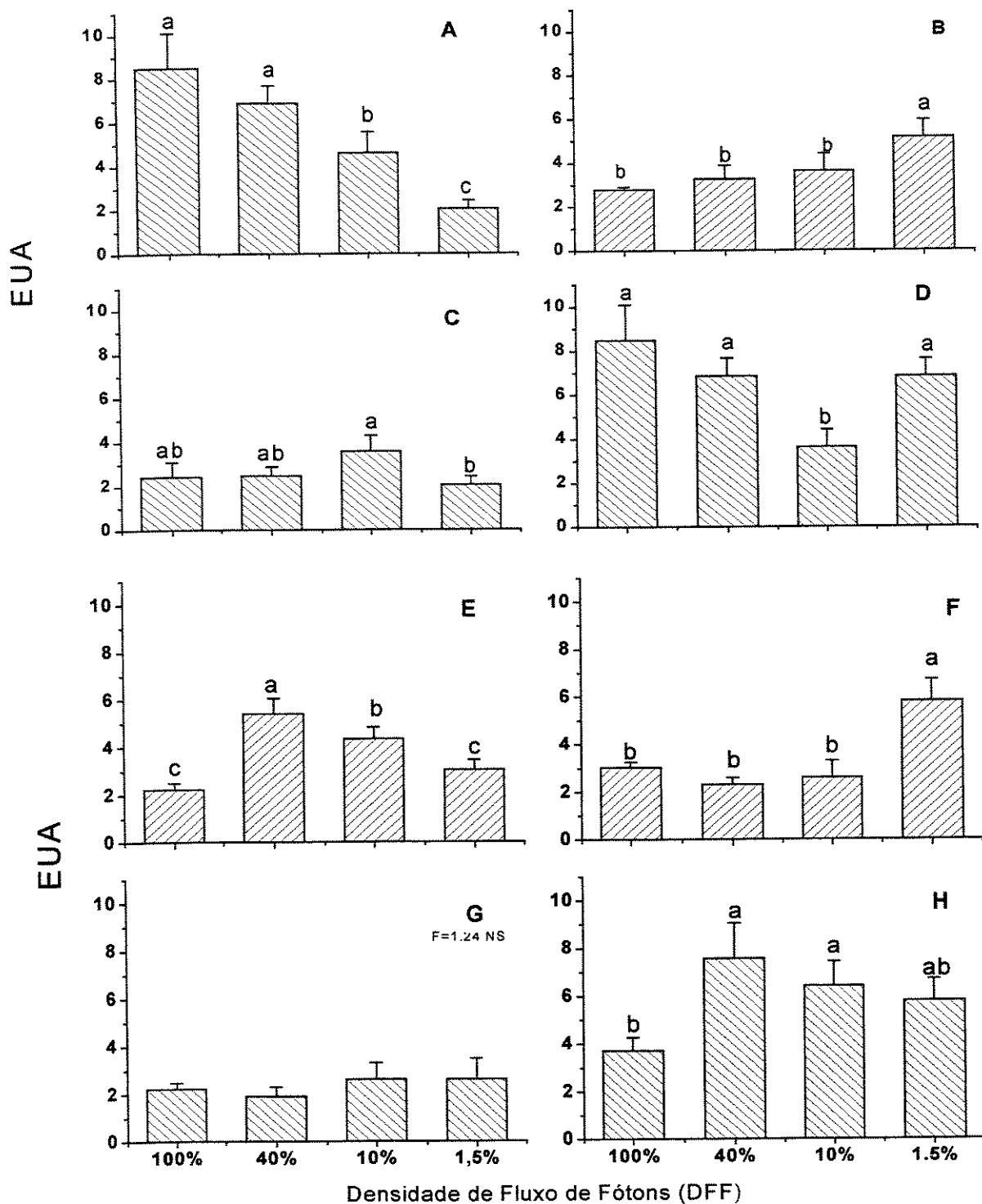


Figura 55. Eficiência do uso da água (EUA - $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$) em plantas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas nas diferentes condições da DFF. A = *Canavalia* na assimilação máxima; B = *Canavalia* na assimilação mínima; C = *Canavalia* no E máximo; D = *Canavalia* no E mínimo; E = *Gouania* na assimilação máxima; F = *Gouania* na assimilação mínima; G = *Gouania* no E máximo; H = *Gouania* no E mínimo. Os dados foram calculados a partir das curvas de andamento diário. As letras acima das barras comparam as médias entre os tratamentos.

4.7 Medidas de fluorescência da clorofila e propriedades ópticas

4.7.1 Curvas de andamento diário

O curso diário do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$), calculado de acordo com Genty *et al.* (1989) é apresentado na Figura 56. Antes do amanhecer, quando os primeiros aceptores de elétrons estavam oxidados, os valores do $\Delta F/F_m'$ ficaram entre 0,789 a 0,806. Neste mesmo horário, os menores valores observados foram 0,793 e 0,789, em *Canavalia* sob condições de irradiância muito baixas (<1%) e em *Gouania* sob 40% da DFF, respectivamente. Ambas as espécies mantidas em condições de radiação plena apresentaram os maiores valores do $\Delta F/F_m'$.

Conforme observado ao longo do dia, houve uma drástica queda nos valores do $\Delta F/F_m'$, sobretudo nas plantas mantidas em condições de maior incidência luminosa. Tal queda no rendimento quântico efetivo, pôde ser verificada a partir das 8 horas da manhã ficando os valores em torno de 0,40 para as duas espécies sob radiação plena. Ao meio dia, os valores do $\Delta F/F_m'$ caíram a 0,142 em *Canavalia* e 0,172 em *Gouania*. De forma geral, plantas sob sombreamento não apresentaram grandes alterações no rendimento quântico efetivo, ficando os valores mais baixos de $\Delta F/F_m'$ a 0,586 em *Canavalia* sob 10% e 0,569 em *Gouania* nestas mesmas condições. Além disso, as curvas também mostram uma recuperação do $\Delta F/F_m'$ nas plantas sob radiação plena e em 40% da DFF, sendo que em *Canavalia* esta recuperação pôde ser notada a partir das 14 horas ao passo que, em plantas de *Gouania*, a recuperação iniciou-se depois das 16 horas. Ao final do dia, ambas as espécies apresentaram valores iguais ou próximos à aqueles obtidos antes do amanhecer. A queda na eficiência do rendimento quântico efetivo coincide com o aumento nos valores da extinção não fotoquímica NPQ (Figura 57). Este aumento do NPQ foi verificado entre as 10 e 12 horas alcançando valores de 4,70 e 2,74 em *Canavalia* e *Gouania* sob radiação plena. Condições de sombreamento não foram suficientes para causar alteração do NPQ.

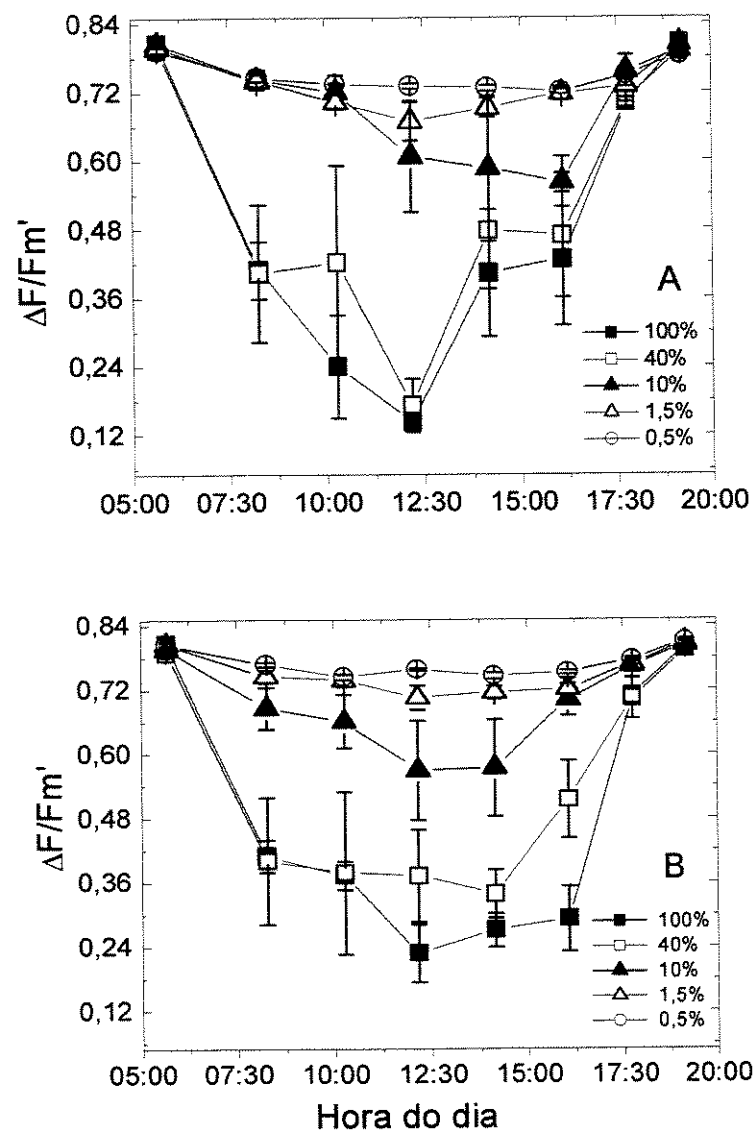


Figura 56. Curso diário do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) em plantas de *Canavalia* (A) e *Gouania* (B) mantidas em diferentes condições da irradiância relativa. Os números em porcentagem representam os níveis de sombreamento impostos, os dados são a média e o desvio padrão em 5 plantas/tratamento/espécie.

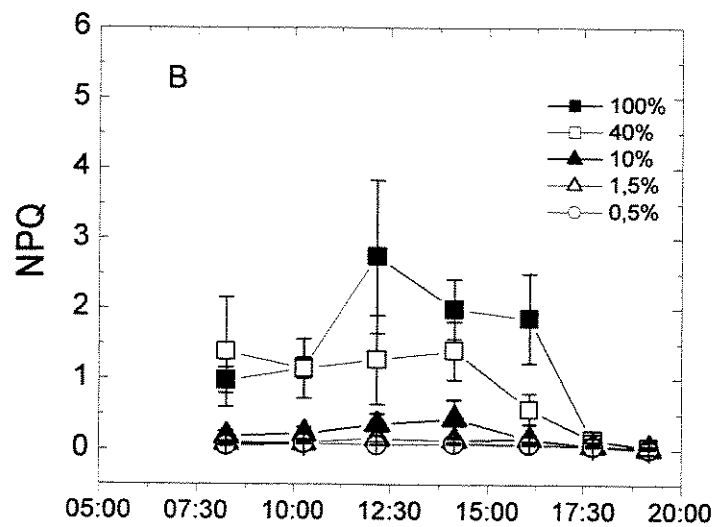
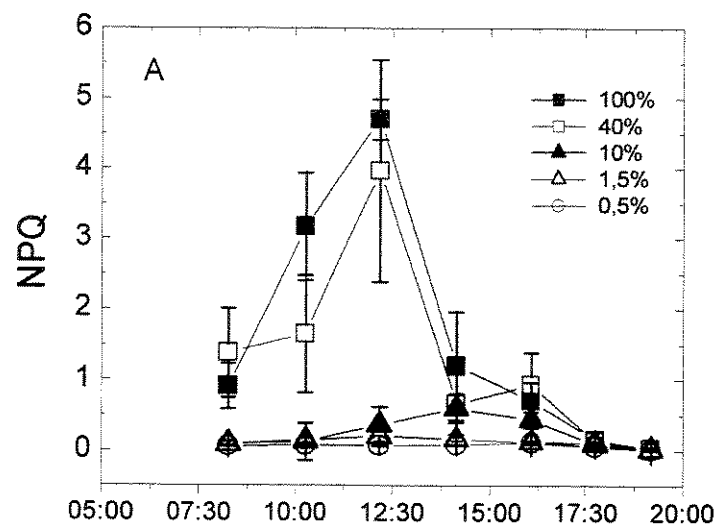


Figura 57. Curso diário da extinção não fotoquímica (NPQ) em plantas de *Canavalia* (A) e *Gouania* (B) mantidas em diferentes condições da irradiância relativa. Os números em porcentagem representam os níveis de sombreamento impostos, os dados são a média e o desvio padrão em 5 plantas/tratamento/espécie.

4.7.2 Curvas de resposta à luz

As respostas do rendimento quântico efetivo em função do aumento da DFF em folhas de *Canavalia* e *Gouania* são mostradas nas Figura 58 e 59. Estas curvas foram ajustadas segundo a equação:

$$y = P1 + P2 \exp(-x / P3)$$

onde a soma de P1 e P2 fornece o ponto inicial da curva exponencial de decaimento e P3 representa a taxa de decaimento, ou seja, quanto menor P3 mais rapidamente $\Delta F/Fm'$ cai para o valor mínimo representado por P1. Conforme pôde ser observado, tais curvas mostraram um comportamento distinto dependendo das condições de crescimento das espécies. Sob sombreamento (10 e 1,5% da DFF) as folhas apresentaram um ponto inicial bem definido de $\Delta F/Fm'$, entre 0,702 a 0,774. Estes valores, estavam próximos daqueles obtidos antes do amanhecer (Figura 56). Porém sob as mesmas condições, observa-se um rápido declínio nos valores do $\Delta F/Fm'$; tal declínio é verificado pelos menores valores de P3 encontrados nestas plantas, 70,24 e 42,81 em *Canavalia* e 77,58 e 49,16 em *Gouania* (Figura 58 e 59). Em contraste às plantas sob sombreamento, o ponto inicial das plantas mantidas em condições de maior intensidade luminosa variou entre 0,697 a 0,652, um pouco abaixo dos encontrados antes do amanhecer, mas próximos à soma dos valores de P1 e P2. Verifica-se também que as plantas mantidas em condições de radiação plena e 40% apresentaram uma queda mais gradual do $\Delta F/Fm'$ com o aumento da irradiância, uma vez que os valores de P3 são maiores. Considerando o declínio gradual das plantas sob maior DFF, observa-se que os valores de $\Delta F/Fm'$ atingem seu valor mínimo em torno de 700 a 800 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ enquanto que as plantas em sombreamento atingem seu valor mínimo em torno de 200 a 300 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Já a taxa de transporte de elétrons em função da radiação incidente foi ajustada segundo a função de crescimento exponencial:

$$y = P1 - P2 \exp(-x / P3)$$

onde $P1$ é o valor de saturação da curva, registrando o máximo da ETR. $P2$ é o coeficiente multiplicativo da exponencial e $P3$ é a taxa de crescimento da ETR em função da irradiância. Quanto maior $P3$ mais lentamente a ETR atinge a saturação. Note que $P1$ é aproximadamente igual a $P2$, isto representa simplesmente o fato da ETR ser nula quando a irradiância também é nula. A curva da taxa relativa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da DFF, apresenta um padrão similar às curvas de trocas gasosas, com um início próximo de zero até um valor máximo em que ocorre a saturação (Figuras 60 e 61). Em *Canavalia* a $ETR_{\text{máx}}$ alcançou valores em torno de $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em uma radiação fotossinteticamente ativa próxima a $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sob radiação plena e 40% da DFF. O ajuste de curva forneceu um valor de $P1$ de $29,33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, próximo ao observado experimentalmente. O sombreamento ocasionou redução destes valores, sendo que, a menor $ETR_{\text{máx}}$ foi de $13,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em condições de 1,5% também próximo ao valor obtido em $P1$. Nestas condições a saturação iniciou-se em torno de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Em *Gouania*, somente as plantas sob radiação plena alcançaram as maiores taxas de transporte de elétrons, $37,45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a uma densidade de fótons em torno de $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. O valor de $P1$ nesta espécie foi de $39,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nos demais tratamentos a $ETR_{\text{máx}}$ variou entre 14,82 a $17,20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Em suma, a exposição das folhas mantidas em radiação plena e em 40% da DFF a breves aumentos da densidade luminosa, mostrou um declínio gradual do $\Delta F/Fm'$ e maiores taxas de transporte de elétrons, apontando para maior capacidade fotossintética destas. De forma oposta, nas plantas mantidas em condições de sombreamento, o rápido declínio do $\Delta F/Fm'$ e as menores taxas de transporte de elétrons obtidos, nos sugere menor capacidade fotossintética e maior dano fotoinibitório, quando tais folhas são expostas a maiores irradiâncias.

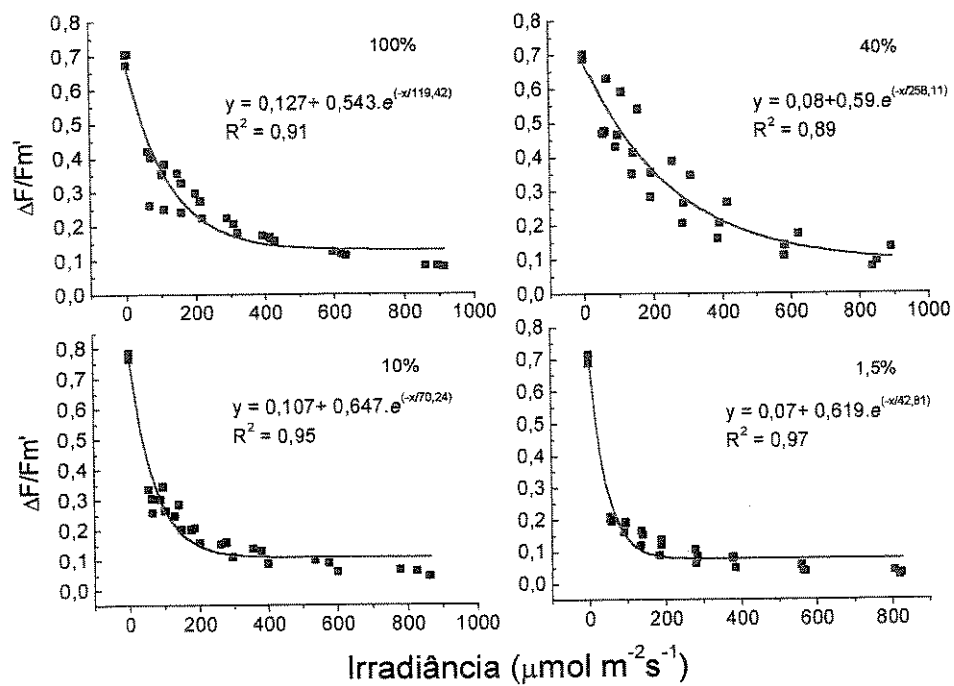


Figura 58. Dependência do rendimento quântico efetivo $\Delta F/F_m'$ sobre a radiação incidente em folhas de *Canavalia* mantidas em diferentes condições da DFF.

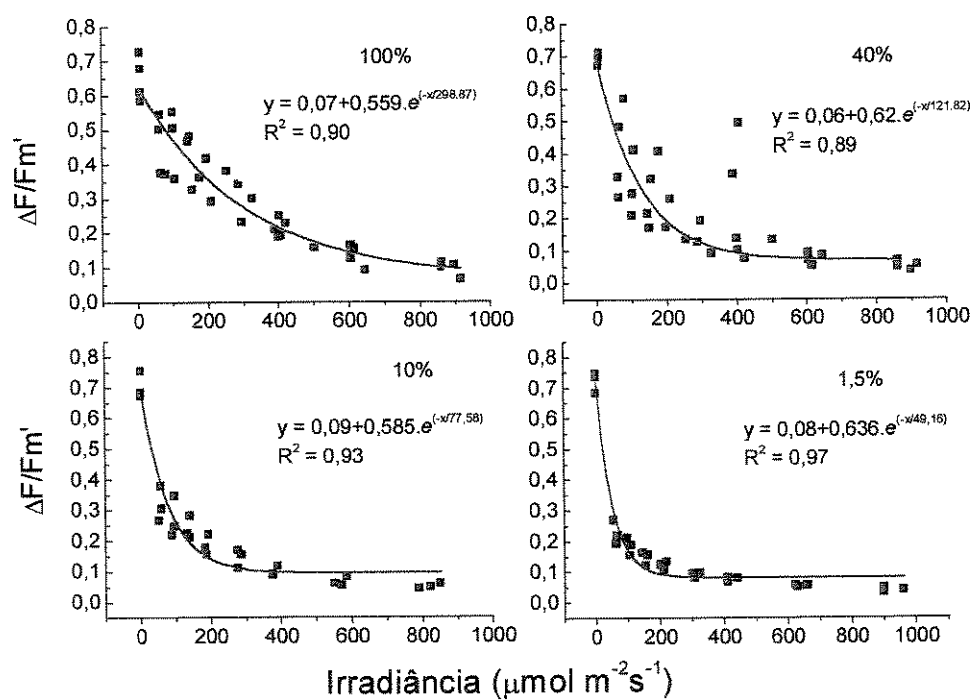


Figura 59. Dependência do rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F_m'$) sobre a radiação incidente em folhas de *Gouania* mantidas em diferentes condições da DFF.

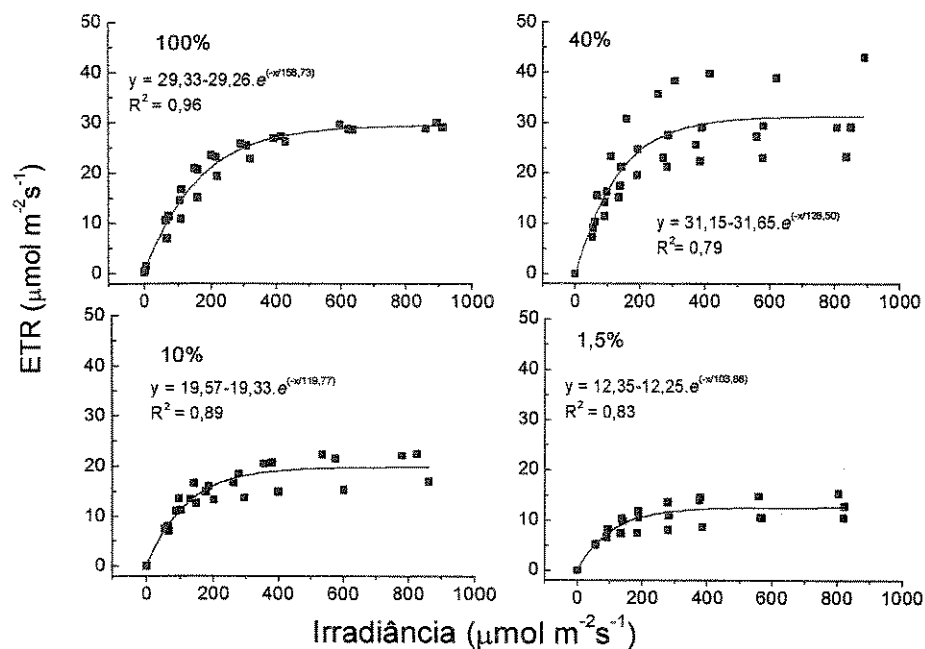


Figura 60. Taxa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da radiação incidente em folhas de *Canavalia* mantidas em diferentes condições da DFF.

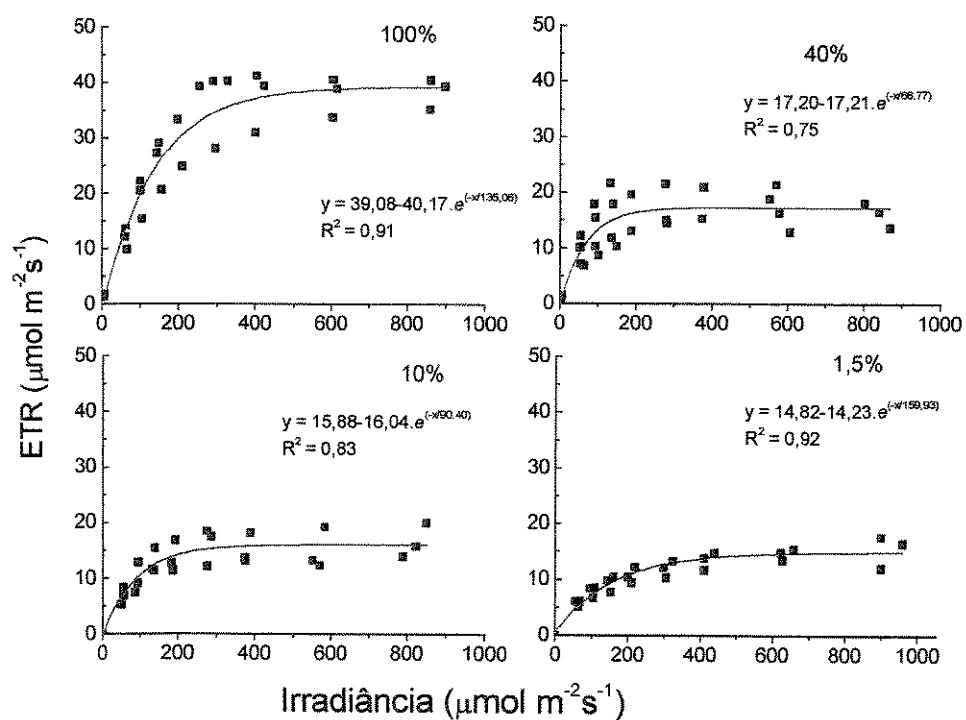


Figura 61. Taxa de transporte de elétrons (ETR) em função do aumento da radiação incidente em folhas de *Gouania* mantidas em diferentes condições da DFF.

4.8 Propriedades ópticas das folhas

Folhas de *Canavalia* e *Gouania* mostraram basicamente padrões semelhantes em suas propriedades espectrais nos diferentes tratamentos (Figuras 62 e 63). As folhas apresentaram forte absorbância na faixa dos 400-500nm com queda na faixa dos 550nm e acima dos 700nm. Reflectância e transmitância mostraram padrão inverso, com um pico em torno de 550 nm. De forma geral, em folhas de *Canavalia* verifica-se um aumento da absorção na região do verde, à medida que ocorre uma redução da radiação. Em *Gouania*, este padrão não foi verificado. Em sombreamento de 1,5% da DFF, folhas de *Gouania* mostraram uma queda da reflectância em 550 nm.

Na Tabela 41 encontram-se os valores da absorbância, reflectância e transmitância na faixa da radiação fotossinteticamente ativa (400-700 nm) e na região do vermelho longo (700-750). Na faixa entre 400-700nm e em 700-750 nm folhas de *Canavalia* exibiram uma diminuição significativa nos valores de reflectância e transmitância em condições de 1,5% quando comparada às folhas mantidas em radiação plena e 40%, resultando em um aumento da porcentagem de luz absorvida. A maior fração de luz transmitida nas duas regiões de comprimento de onda analisados, foi verificada em folhas de *Canavalia* sob 40% da DFF.

Em *Gouania*, as alterações das propriedades espectrais foram menos evidentes, ressaltando-se apenas que o sombreamento de 1,5% ocasionou redução significativa da reflectância nas duas regiões do espectro analisadas.

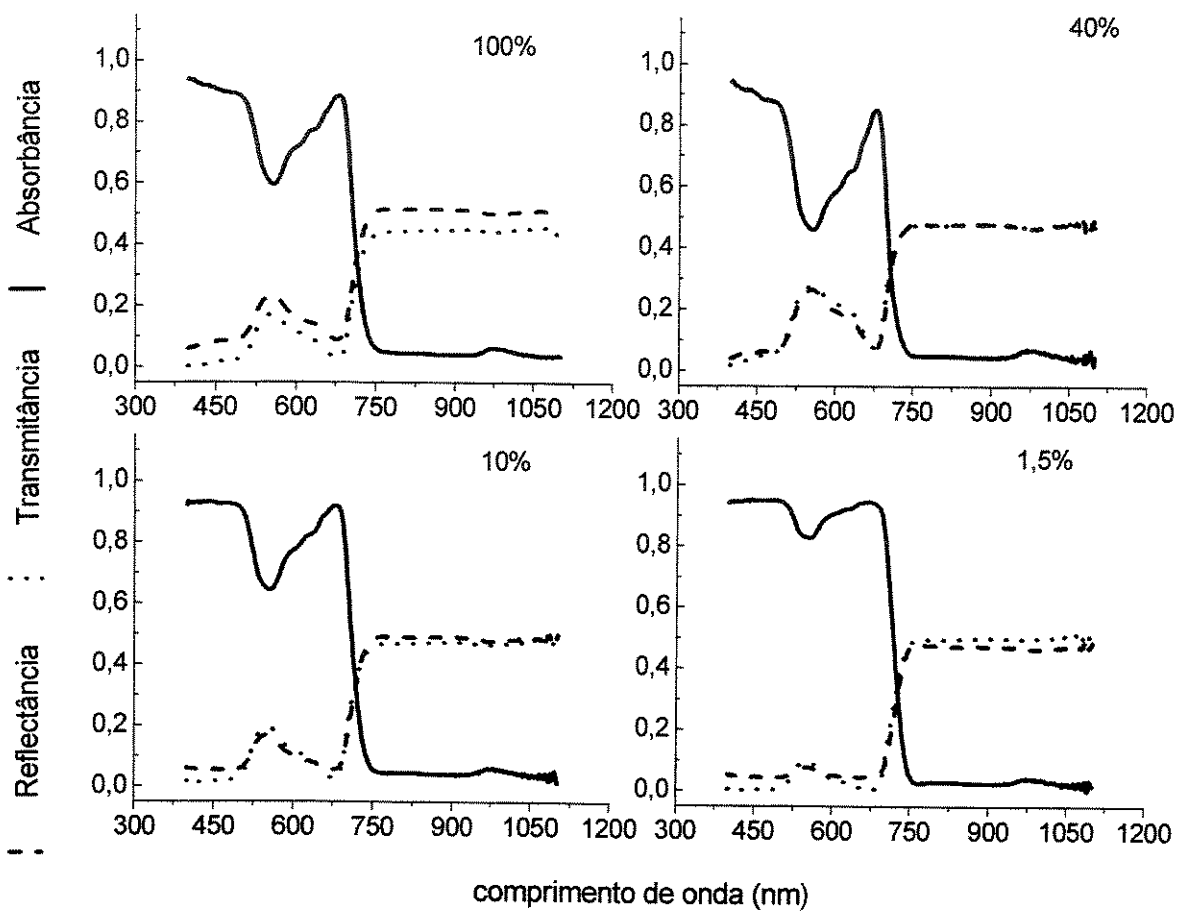


Figura 62. Propriedades espectrais em folhas de *Canavalia* mantidas em diferentes condições da DFF. Reflectância (linhas tracejadas), transmittância (linhas pontilhadas) e absorbância (linhas sólidas).

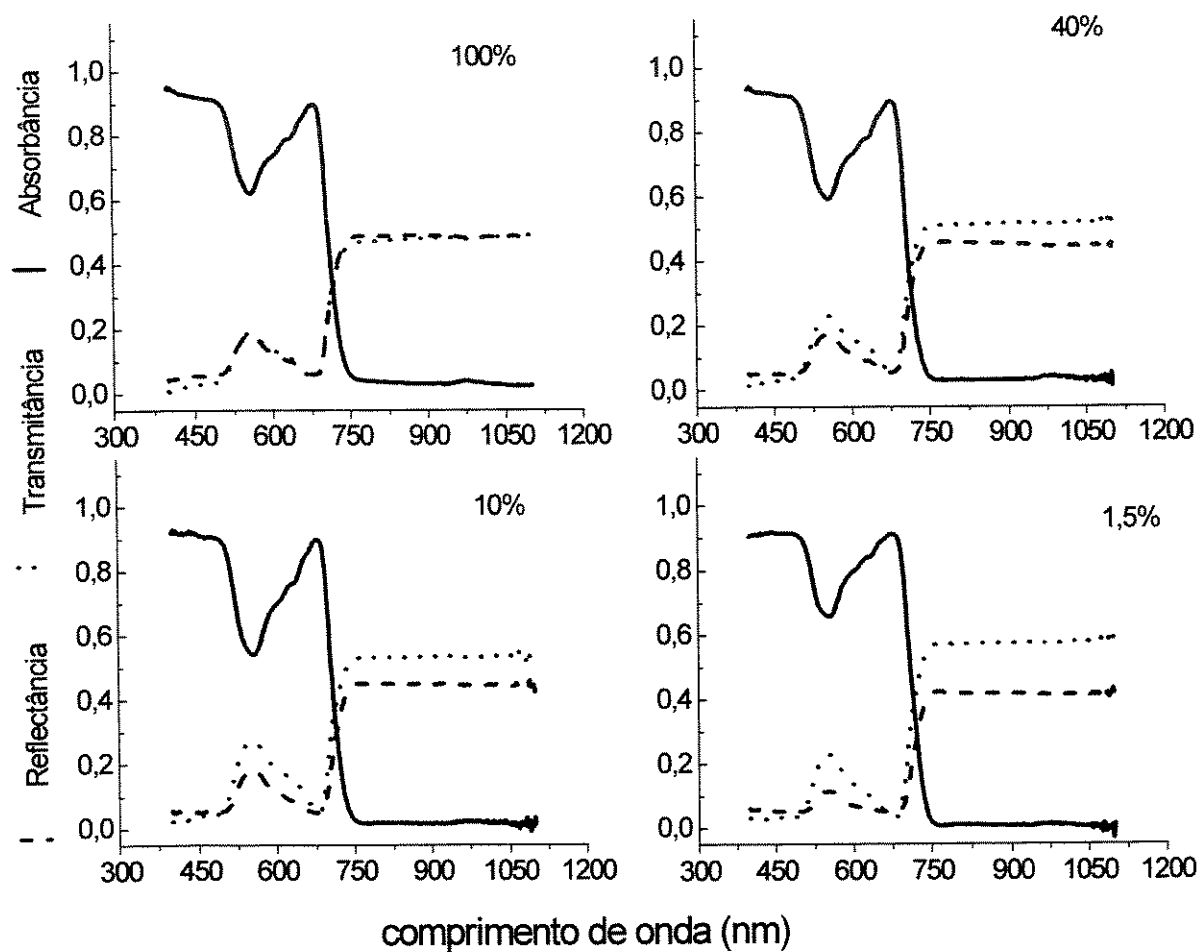


Figura 63. Propriedades espectrais em folhas de *Gouania* mantidas em diferentes condições da DFF. Reflectância (linhas tracejadas), transmittância (linhas pontilhadas) e absorbância (linhas sólidas).

Tabela 41. Valores médios da fração de luz: reflectância, transmitância e absorbância na região fotossinteticamente ativa (400-700 nm) e na região do vermelho longo (700-750 nm) em folhas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas em diferentes condições da densidade de fluxo de fótons. Valores na mesma coluna seguidos por letras iguais não diferem entre si a 5% (Tukey).

Espécie	comprimento de onda	% DFF	Reflectância	Transmitância	Absorbância
<i>Canavalia</i>	400-700 nm	100	0,1311 a	0,0698 b	0,7991 bc
		40	0,1355 a	0,1416 a	0,7228 c
		10	0,0867 ab	0,0773 b	0,8364 ab
		1,5	0,0535 b	0,0303 c	0,9162 a
	700-750 nm	100	0,4099 a	0,3433 b	0,2468 bc
		40	0,4086 a	0,4171 a	0,1743 c
		10	0,3603 a	0,3614 b	0,2782 b
		1,5	0,2921 b	0,3181 b	0,3898 a
<i>Gouania</i>	400-700 nm	100	0,0948 a	0,0859 a	0,8193 a
		40	0,0891 a	0,1040 a	0,8069 a
		10	0,0893 a	0,1236 a	0,7871 a
		1,5	0,0668 b	0,0944 a	0,8388 a
	700-750 nm	100	0,3759 a	0,3703 b	0,2539 a
		40	0,3540 a	0,4141 ab	0,2319 a
		10	0,3483 a	0,4369 a	0,2148 a
		1,5	0,2915 b	0,4322 a	0,2764 a

4.9 Conteúdo de clorofila e carotenóides

Os resultados dos teores de clorofila revelaram que o sombreamento foi responsável pelo aumento do conteúdo da clorofila a, clorofila b e total em folhas de *Canavalia* e *Gouania* (Tabelas 42 e 43). Porém este aumento não refletiu em alterações da razão da clorofila a/b,

exceto em *Gouania*, quando as folhas sob radiação plena são comparadas com as folhas nos demais níveis de sombreamento. Da mesma forma, o conteúdo de carotenóides apresentou teores mais elevados sob condições de 10 e 1,5% da DFF em *Canavalia* e em 10% da DFF em *Gouania*. Apesar do seu maior conteúdo sob sombreamento, a proporção entre carotenóides e clorofila total (carot/clorof) foi maior nas duas espécies sob condições de mais alta densidade luminosa.

Tabela 42. Teores de clorofila a, clorofila b, clorofila total em mg g⁻¹ de massa seca, razão de clorofila a/b (razão a/b), carotenóides totais (mg g⁻¹ de massa seca) e razão carotenóides/clorofila total (carot/clorof) em plantas de *Canavalia* mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Letras comparam as médias entre os tratamentos (TUKEY 5%).

% DFF	clorofila a	clorofila b	clorofila total	razão a/b	carotenóides totais	carot/clorof
100	2,34 c	1,28 b	3,62 c	1,84 a	1,06 c	0,29 a
40	3,06 c	1,47 b	4,54 c	2,08 a	1,25 bc	0,27 a
10	6,42 b	3,86 a	10,28 b	1,71 a	1,88 a	0,18 b
1,5	8,96 a	5,05 a	14,02 a	1,77 a	1,57 ab	0,11 c

Tabela 43. Teores de clorofila a, clorofila b, clorofila total em mg g⁻¹ de massa seca, razão de clorofila a/b (razão a/b), carotenóides totais (mg g⁻¹ de massa seca) e razão carotenóides/clorofila total (carot/clorof) em plantas de *Gouania* mantidas nas diferentes condições da densidade de fluxo de fótons (DFF). Letras comparam as médias entre os tratamentos (TUKEY 5%).

% DFF	clorofila a	clorofila b	clorofila total	razão a/b	carotenóides totais	carot/clorof
100	1,73 c	0,90 c	2,63 c	1,87 b	0,91 b	0,38 a
40	2,86 c	1,27 c	4,14 c	2,28 a	1,32 b	0,32 a
10	6,71 b	2,87 b	9,58 b	2,33 a	2,14 a	0,22 b
1,5	8,92 a	4,03 a	12,95 a	2,21 a	1,19 b	0,08 c

4.10 Área Foliar Específica e Eficiência da Absorbância

Folhas de *Canavalia* e *Gouania* apresentaram aumento significativo da área foliar específica, de acordo com o aumento do nível de sombreamento (Tabela 44). Em *Canavalia*, tais alterações foram perceptíveis a partir do sombreamento de 10%. Em *Gouania*, o aumento da AFE já se fez notar a partir dos 40% da DFF, sendo que os maiores valores foram observados em condições de 1,5% e o menor valor - 145,72 cm² g⁻¹, foi verificado em condições de radiação plena. O aumento da AFE deve-se a uma diminuição da biomassa do tecido fotossintético por unidade de área. Tal diminuição pode refletir em um aumento da eficiência da captura de luz, definida como a razão entre a absorbância na região fotossinteticamente ativa e a unidade de biomassa investida em tecido fotossintético (Figura 64). Como foi observado na Tabela 41, folhas de *Canavalia* apresentaram aumento na absorção de luz em condições de 10 e 1,5% enquanto que as folhas de *Gouania* não mostraram tais alterações. No entanto, ambas as espécies apresentaram aumento da eficiência da absorção (Figura 64), sendo que em *Gouania* este aumento ocorre concomitantemente ao aumento do nível do sombreamento e é maior quando comparado às folhas de *Canavalia*.

Tabela 44. Área foliar específica (AFE - cm² g⁻¹) em folhas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas nas diferentes condições da DFF. Letras comparam as linhas (Tukey, 5%).

Espécie	% DFF			
	100	40	10	1,5
<i>Canavalia</i>	146,90 c	184,14 c	323,16 b	405,21 a
<i>Gouania</i>	145,72 d	253,33 c	424,68 b	536,63 a

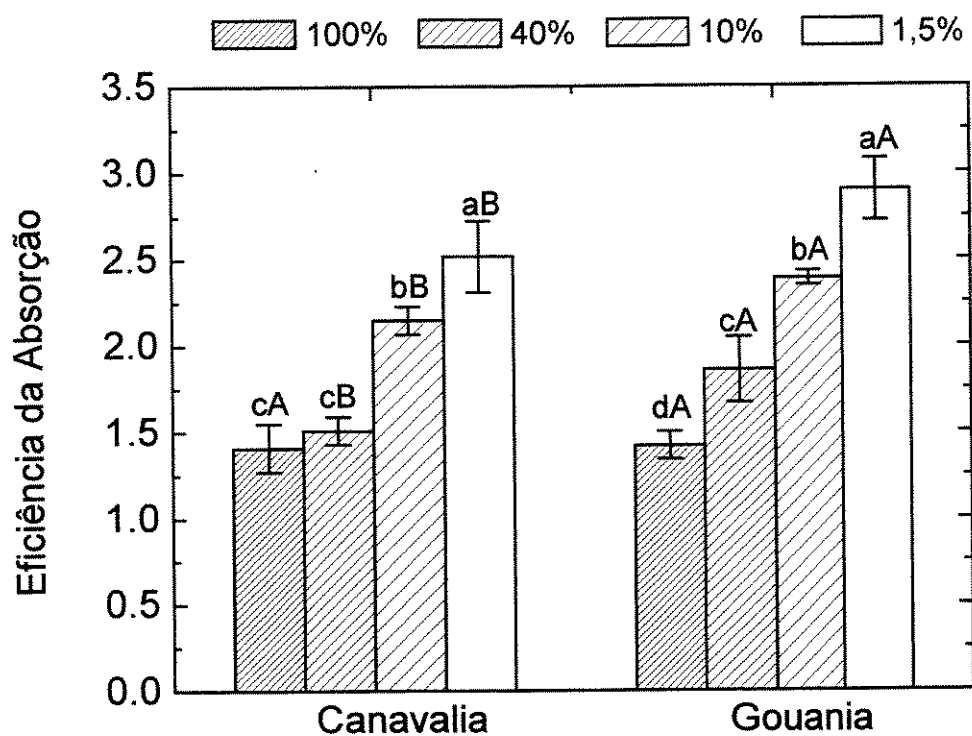


Figura 64. Eficiência da absorção (razão entre a absorbância na faixa da radiação fotossinteticamente ativa e a unidade de biomassa em tecido fotossintético). As barras indicam o desvio padrão da média. A porcentagem acima do gráfico indica o percentual de sombreamento imposto. Resultados da análise fatorial mostrou interação significativa para luz x espécie. Letras minúsculas comparam os diferentes regimes de luz, letras maiúsculas comparam as espécies. Os dados foram transformados em arco-seno.

4.11 Microscopia eletrônica de varredura

As características das superfícies foliares de *Canavalia* e *Gouania* podem ser vistas nas Figuras 65 e 66. Em folhas de *Canavalia* sob radiação plena, a ornamentação do lado adaxial consiste basicamente de dobras cuticulares com uma escultura superficial mais ou menos proeminente. Quando as folhas foram crescidas em condições de sombreamento, nota-se também a presença de glândulas dispostas de forma irregular sobre a superfície (Figura 65). Folhas de *Canavalia* são hipoestomáticas. Os poros estomáticos apresentam paredes espessas circundados por células epidérmicas com cutícula estriada. Sob sombreamento observou-se diminuição da densidade estomática (Figura 65).

A superfície foliar de *Gouania* é ornamentada com uma grande quantidade de tricomas de natureza não glandular (Figura 66). Porém quando as folhas mantidas em sombreamento foram analisadas, a presença destes tricomas não foram detectadas. Sob a face abaxial, os estômatos anomocíticos estão sob a proteção dos tricomas. Tal proteção não foi detectada em folhas sombreadas.

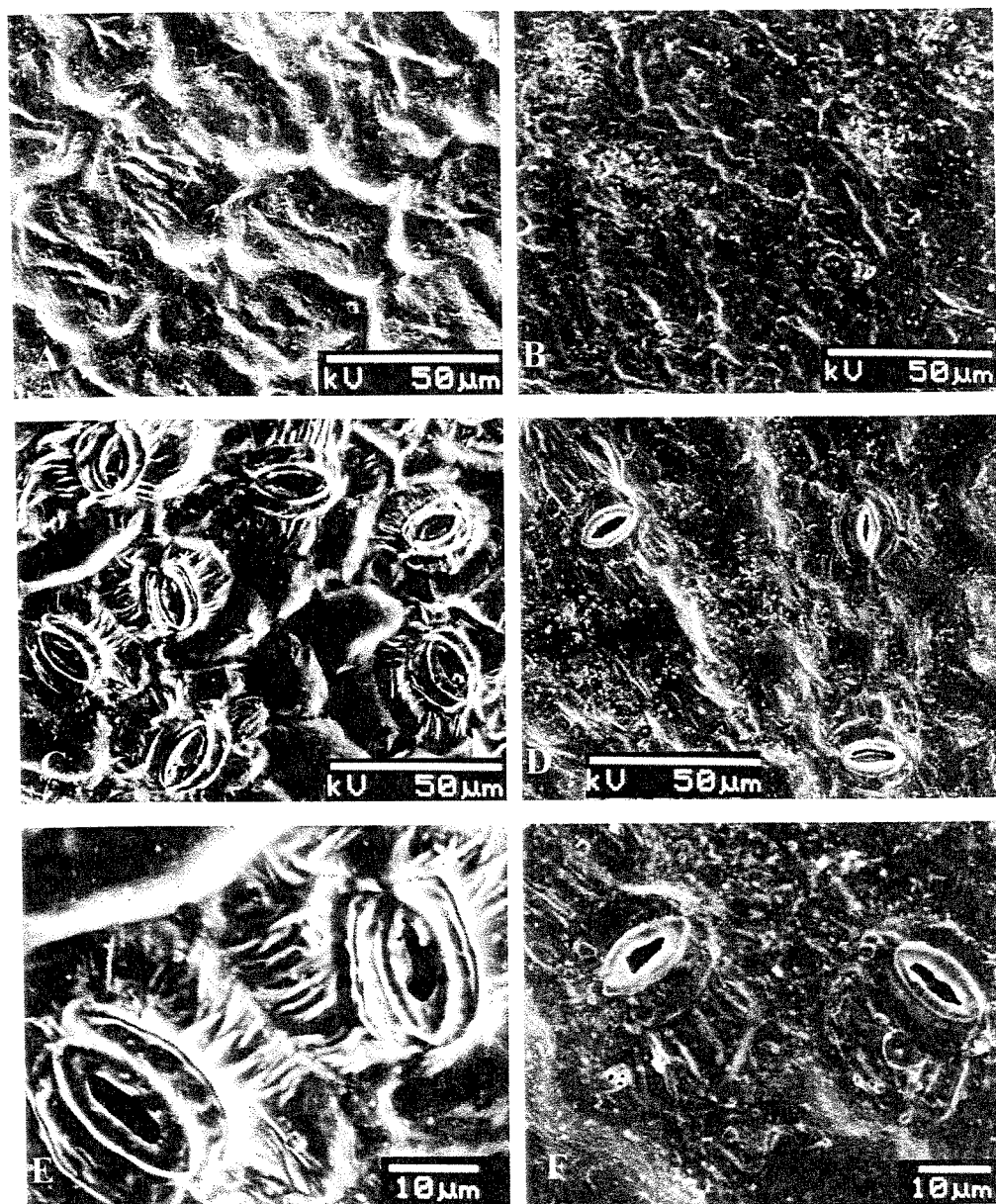


Figura 65. Microscopia eletrônica de varredura mostrando detalhes da superfície de folha em *Canavalia*. A = face adaxial, radiação plena em aumento de 500x; B = face adaxial, 1,5% da DFF em aumento de 500x; C = estômatos na face abaxial em radiação plena sob aumento de 500x; D = estômatos na face abaxial em folhas mantidas nas condições de 10% da DFF sob aumento de 500x; E = estômatos na face abaxial em condições de radiação plena sob aumento de 1.300x; F = estômatos na face abaxial em condições de 1,5% da DFF sob aumento de 1.100x.

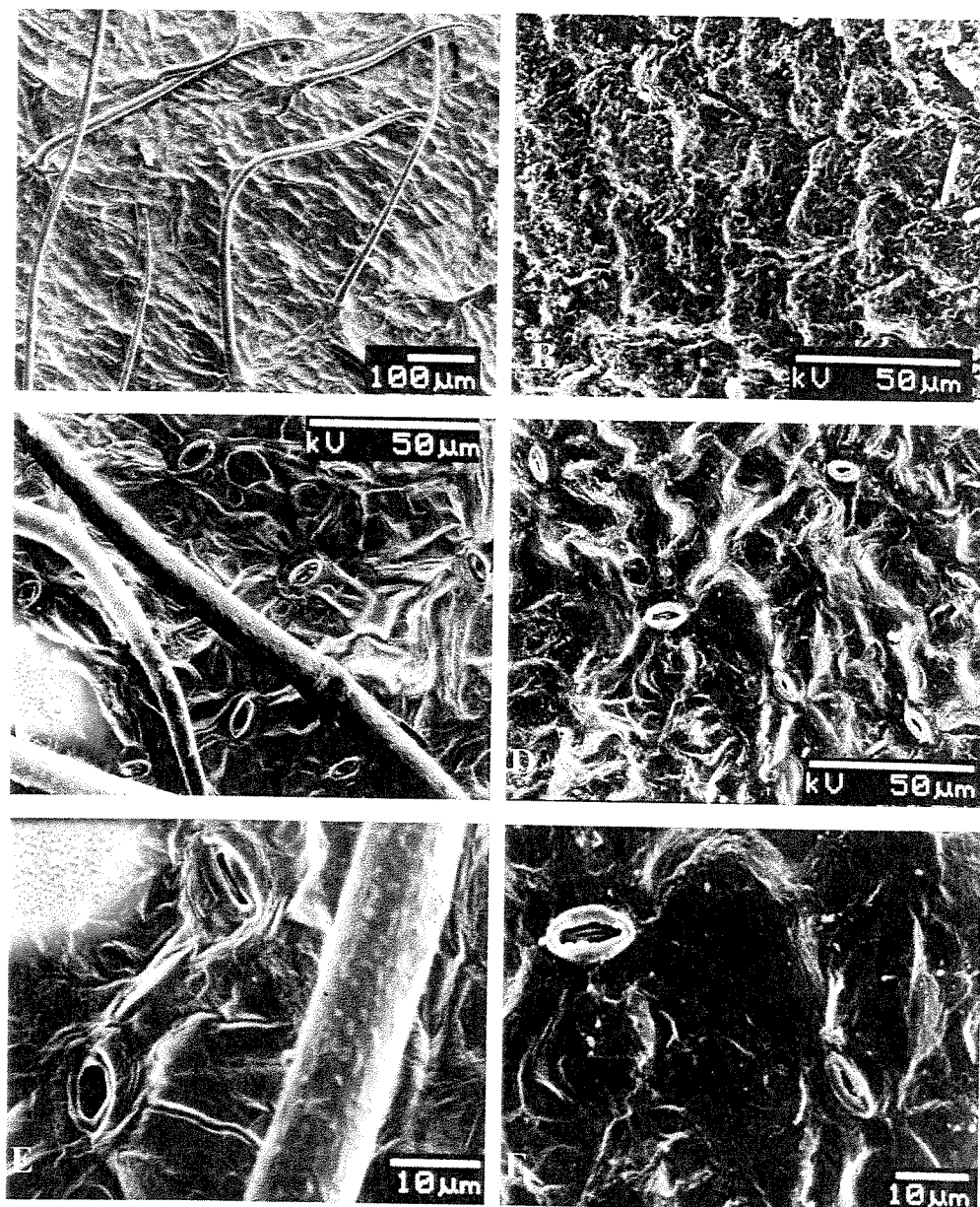


Figura 66. Microscopia eletrônica de varredura mostrando detalhes da superfície de folha em *Gouania*. A = face adaxial, radiação plena em aumento de 100x; B = face adaxial, 1,5% da DFF em aumento de 500x; C = estômatos na face abaxial em radiação plena, aumento de 500x; D = estômatos na face abaxial em folhas mantidas nas condições de 1,5% da DFF, sob aumento de 500x; E = estômatos na face abaxial em condições de radiação plena sob aumento de 1.300x; F = estômatos na face abaxial em condições de 1,5% da DFF sob aumento de 1.100x.

5. DISCUSSÃO

5.1 Respostas de crescimento à variação de luz

Luz tem sido considerada como o principal fator que controla os processos de crescimento de espécies das florestas tropicais, sendo especialmente crucial na fase de estabelecimento (Lee *et al.*, 1996; Whitmore, 1996). Embora muitos trabalhos relatem os efeitos da redução da radiação fotossinteticamente ativa sobre o crescimento, poucos são, os que somam a estes, as alterações devidas às mudanças na qualidade espectral. O sombreamento apresenta diferentes efeitos sobre as espécies vegetais. Normalmente, as mudanças na quantidade da luz afetam o crescimento da plantas, enquanto que alterações na composição espectral, principalmente na região do vermelho, são conhecidas por alterar a sua morfologia (Dale & Causton, 1992; Stuefer & Huber, 1998). Uma das principais modificações ocasionadas pela diminuição na razão dos comprimentos de onda V/VE é o aumento da dominância apical manifestada pelo decréscimo da ramificação, maior extensão do caule e alongamento do entrenó (Casal & Smith, 1989; Aphalo & Ballaré, 1995; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995; Hinsberg & Tienderen, 1997), aumentando assim a probabilidade de captura de luz, por superar em crescimento as demais plantas. Porém, a magnitude das respostas morfológicas ocasionadas pelas mudanças na qualidade espectral podem variar amplamente entre diferentes espécies. Evidências oriundas de plantas de clima temperado, mostram que espécies típicas de habitats abertos mostram respostas mais pronunciadas quando comparadas com espécies de habitats mais sombreados (Morgan & Smith, 1979).

Dentro deste contexto, a ampla ocorrência das plantas de *Canavalia* e *Gouania* em locais abertos como clareiras e bordas de mata, nos sugere que, se sombreadas, estas plantas apresentariam as alterações morfológicas ocasionadas pela redução da radiação V/VE. Além disso, esperaríamos que as respostas morfológicas ocasionadas pela alteração da qualidade

espectral ocorressem em densidade de fluxo de fótons não tão baixas como em 1,8% da DFF. De fato, alterações morfológicas a 9% da DFF foram verificadas principalmente em *Canavalia*, bem como foram evidenciadas em DFF mais baixas (1,8%). Porém, quando mantidas sob sombreamento natural, observou-se poucas ou nulas alterações morfológicas devido à baixa razão V/VE encontrada neste tipo de ambiente, condizente com outros trabalhos onde as plantas também foram submetidas ao mesmo tipo de tratamento (Fetcher *et al.*, 1983; Popma & Bongers, 1988, 1991; Poorter, 2001; Souza & Válio 2003a).

As alterações morfológicas apresentadas por *Canavalia* e *Gouania* variaram em magnitude (aumento ou redução) em função da alteração da qualidade espectral, como também em função da densidade de fluxo de fótons e do tempo. Por exemplo, embora o aumento em altura e alongamento do entrenó sob alteração da qualidade espectral tenham sido verificados em *Canavalia* apenas em densidade de fluxos de fótons mais baixas e somente até os 15 dias de crescimento, outras respostas morfológicas induzidas pelo sombreamento com alteração da qualidade espectral foram evidenciadas nesta espécie. Dentre estas podemos citar a redução do número de folhas e da área foliar, bem como o aumento do comprimento do pecíolo, as quais são também consideradas repostas morfológicas mediadas pelo fitocromo sob condições de reduzida razão V/VE (Smith & Whitelam, 1990; Schmitt & Wulff, 1993). O efeito da alteração da razão V/VE foi mais evidente sobre o comprimento do pecíolo; uma vez que ele permaneceu maior em relação aos pecíolos das folhas crescidas em sombreamento neutro durante todo o experimento e em ambas as densidades de fluxo de fótons, porém sendo mais susceptível em densidades de fluxo de fótons mais altas (9% da DFF). *Canavalia* apresenta disposição alterna de suas folhas, logo um maior comprimento do pecíolo poderia aumentar a área de exposição da lâmina foliar, indiretamente aumentando as chances de captura de luz. Outras características como diâmetro e robustez do caule também foram afetadas. Com relação à primeira, aos 40 dias plantas de *Canavalia* apresentaram maior diâmetro do caule sob reduzida razão V/VE, tanto sob 9 como a 1,8% da DFF. Porém, este

efeito permaneceu o mesmo nas condições de 9% da DFF e foi oposto em 1,8% da DFF após 50 dias de crescimento. A robustez do caule é um parâmetro que relaciona a massa seca do caule e a sua altura. Em *Canavalia* o sombreamento com redução na razão V/VE resultou em plantas mais robustas se comparadas ao sombreamento neutro, como consequência do aumento da massa seca do caule neste tratamento. Da mesma forma que no comprimento do pecíolo, o aumento da robustez foi mais sensível em densidades de fluxos mais altas, devido às maiores diferenças entre sombreamento neutro e com alteração da qualidade espectral nesta condição.

Gouania apresentou também algumas modificações na arquitetura da planta motivadas pela alteração da razão V/VE, e de forma oposta à *Canavalia*, tais modificações foram relacionadas ao aumento do comprimento do caule. O aumento em altura acompanhado simultaneamente pelo aumento do comprimento do entrenó e do pecíolo, foram modificações notavelmente ocorridas em densidades de fluxo de fótons de 1,8%. Além disto, plantas de *Gouania*, apresentaram maior número de folhas e com maior área sob sombreamento com alteração da qualidade espectral, comparadas às plantas sob sombreamento neutro, ao contrário das respostas observadas na literatura, onde o aumento em altura é acompanhado pela redução do número de folhas e da área foliar (Smith & Whitelam, 1990). No entanto, alongamento do entrenó ao lado de um maior comprimento do pecíolo, resultam em mudanças no arranjo espacial das folhas que podem contribuir para maior interceptação de energia luminosa e ainda diminuir o alto sombreamento ocasionado pelas folhas superiores (Ballaré *et al.*, 1991; Buisson & Lee, 1993), uma vez que esta espécie também apresenta disposição alterna de suas folhas. O diâmetro do caule e a robustez foram pouco afetados em *Gouania*.

A despeito dos poucos efeitos da razão V/VE sobre a morfologia de algumas plântulas (Kitajima, 1994), vários trabalhos para diferentes espécies evidenciam importantes respostas às alterações na qualidade de luz e que em sua maior parte corroboram os dados aqui apresentados (Lee, 1988; Buisson & Lee, 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995; Lee *et al.*,

1996). Em seu estudo comparativo, Tinoco-Ojanguren & Pearcy, (1995) observaram maiores taxas de alongamento do caule em *Heliocarpus appendiculatus* e *Cecropia obtusifolia* logo após os 10 primeiros dias de transferência destas para o sombreamento enriquecido na região do vermelho-longo mas, tal resposta não foi verificada em *Rheedia edulis*. As duas primeiras espécies são arbóreas típicas de ambientes abertos das florestas tropicais, enquanto que a *Rheedia edulis* é considerada uma espécie tolerante à sombra. Para Lee *et al.* (1996) as respostas mais pronunciadas devidas às alterações das razões V/VE ocorreram em *Endospermum malaccense*, uma espécie também pioneira. Além da diferença interespecífica nas respostas de crescimento sob alteração da qualidade de luz entre pioneiras e tolerantes à sombra, também a morfologia das plantas e a forma de crescimento devem ser levadas em consideração. Collins & Weins (2000) ao compararem o padrão de crescimento em duas herbáceas, notaram que sob reduzida razão V/VE, *Polygonum sagittatum*, uma espécie que cresce como liana, apresentou maior alongamento do caule quando comparada à *Polygonum hydropiperoides* que apresenta crescimento ereto. Para os autores, as plantas com hábito de ascender representam o ponto final dentro de um espectro de diferentes formas de vida que apresentam aumento em extensão do caule, devido às menores imposições mecânicas quando comparadas a uma planta que se auto-sustenta. Outras lianas tropicais pertencentes à família das leguminosas também apresentaram várias modificações morfológicas induzidas pela baixa razão V/VE (Lee, 1988).

Como já colocado inicialmente, o aumento do comprimento do caule e/ou do entrenó são típicas respostas observadas para espécies oriundas de ambientes abertos e são consideradas cruciais para evitar a competição por luz (Casal & Smith, 1989). Contudo, tais repostas parecem não ser vantajosas em ambiente densamente sombreado como o sub-bosque das florestas tropicais, pois o incremento em altura e do entrenó não necessariamente resulta em aumento da interceptação por luz, a não ser que as plantas estivessem crescendo em uma clareira. Mesmo em clareiras, a qualidade espectral da radiação difusa é alterada pela reflexão

seletiva das folhas de plantas circunvizinhas (Lee, 1987; Casal & Smith, 1989; Chazdon & Pearcy, 1991; Válio 2001, ver dados da Tabela 26). Deste modo, a razão V/VE que atinge os órgãos verticais, tais como os entrenós em crescimento seria menor do que aquela recebida pelos principais órgãos fotossintéticos como as folhas (Ballaré *et al.*, 1987; 1988). Um interessante e importante resultado oriundo de estudos fisiológicos é que as típicas respostas morfológicas ocasionadas pelas mudanças nas razões V/VE podem ser devidas a mudanças na razão V/VE não somente da luz incidente diretamente, mas também da luz refletida pelas plantas vizinhas mesmo antes do sombreamento direto ocorrer (Ballaré *et al.*, 1991; Aphalo & Ballaré, 1995). Existem fortes evidências de que tais respostas são mediadas pelo fitocromo e percebidas localmente no caule sendo um importante mecanismo de evitar a competição por luz (Casal & Smith, 1989).

As repostas de crescimento relacionadas à arquitetura das plantas foram afetadas pelo sombreamento natural de maneira diferente daquela observada para o sombreamento artificial. As únicas características que lembram respostas mediadas pelo fitocromo foram somente marginais e estão relacionadas ao aumento do comprimento do pecíolo e do entrenó no sub-bosque no período de 15 e 30 dias para as espécies em estudo.

Mas, algumas considerações precisam ser feitas no tocante às condições de luz encontradas na clareira pequena. A DFF apresenta aproximadamente 34% da luz solar plena (Válio, comunicação pessoal). Tais condições de luz influenciaram as respostas de crescimento das plantas e foram evidenciadas quando as comparações entre o sub-bosque e clareira pequena foram feitas.

Assim, provavelmente o aumento do crescimento em altura, no comprimento do entrenó e do pecíolo nas plantas de *Canavalia* e *Gouania* mantidas em condições de clareira pequena, tenham sido uma resposta ocasionada não apenas pelo aumento da densidade de fluxo de fótons, mas podem ter sido afetadas também pela vegetação de borda. Desta forma, é provável que plantas de *Canavalia* e *Gouania* possam ter sido beneficiadas pelo aumento da

DFF, e também pela redução da razão V/VE ocasionada pela radiação difusa (Lee, 1987; Chazdon & Pearcy, 1991). Com uso de técnicas apropriadas (fotografias hemisféricas) e com análise das fotos por meio de um programa específico, Poorter, (2001) demonstrou que o crescimento em altura sob condições naturais de *Bellucia pentamera* e *Tachigalia vasquezii* foi afetado principalmente pela radiação difusa e não pela luz incidente diretamente sobre as plantas. Outros estudos conduzidos em condições de clareira (Sipe & Bazzaz, 1995; Poorter 1998 citado em Poorter, 2001) têm mostrado que a luz difusa tem maior influência sobre o crescimento das plantas quando comparado à luz direta. Em determinadas situações o pico da irradiância causado pela luz direta pode estar acima do ponto de saturação lumínica da fotossíntese, e desta maneira pode não ser usado para fixação de carbono (Poorter, 2001). Do ponto de vista ecológico, as repostas de aumento do crescimento em altura das espécies envolvidas em condições de uma clareira pequena podem refletir distintas habilidades competitivas na exploração destes ambientes heterogêneos (Baars & Kelly, 1996).

A fim de reduzirmos o efeito ocasionado pela radiação difusa, uma clareira maior foi escolhida como também um novo sub-bosque para uma outra avaliação do crescimento. Nesta clareira maior a radiação incidente chegou a atingir valores de $1137 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ enquanto que no sub-bosque uma redução muito drástica destes valores foi observada. Também a razão V/VE no sub-bosque foi demasiadamente baixa chegando em alguns pontos a atingir valores de 0,06, contrastando com os valores de 0,49 encontrados no sub-bosque do experimento anterior. Plantas de *Canavalia* foram beneficiadas nas condições de alta densidade de fluxo de fótons, apresentando um grande incremento em altura, maior alongamento do entrenó e do pecíolo bem como maior número de folhas e com maior área foliar. Tais diferenças foram marcantes quando comparadas às plantas do sub-bosque. Da mesma forma plantas de *Gouania* apresentaram maiores diferenças de crescimento entre a clareira média e o sub-bosque pesadamente sombreado. No entanto, apesar da sua maior altura atingida na clareira média, o acúmulo de biomassa nesta situação foi menor quando comparada à clareira menor.

As respostas morfogênicas desencadeadas pelo fitocromo, tais como aumento de altura, acompanhada pelo alongamento do entrenó, foram praticamente ausentes nas espécies aqui em estudo, quando mantidas em sombreamento natural. Uma das razões pode ser a baixa fixação de carbono, ocasionada pelo decréscimo da densidade de fluxo de fótons, que prevalece neste tipo de ambiente (Bartlett & Remphrey, 1998; Heraut-Bron, 1998). Como já demonstrado, algumas dicotiledôneas apresentam aumento no comprimento do caule sob baixa razão V/VE, desde que a densidade de fluxo de fótons seja superior a $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Smith & Hayward, 1985). Além disto, numa razão muito baixa de V/VE, como observada no sub-bosque pesadamente sombreado (experimento 2), resultará em maior proporção de vermelho-longo neste ambiente, conseqüentemente a proporção do pigmento na forma ativa será reduzida, podendo desta forma limitar as respostas (Casal & Smith, 1989).

Sob sombreamento controlado, apesar da redução significativa de massa seca para os diferentes órgãos, *Canavalia* mostrou-se bastante sensível à alteração da qualidade espectral. De forma geral a massa seca do caule foi maior sob baixa razão V/VE mas, a massa seca foliar e a massa seca da raiz foram pouco afetadas. Conseqüentemente, a razão R/PA foi maior em baixa razão V/VE apenas em 9% da DFF e aos 40 e 50 dias. Este crescimento afetou o direcionamento de fotoassimilados entre os diferentes órgãos da planta. Assim, *Canavalia* mostrou quando submetida à baixa densidade de fluxo de fótons e baixas razões V/VE, aumento da razão de massa seca do caule (RMC) e diminuição da razão da massa seca foliar (RMF), da área foliar específica (AFE) e da razão de área foliar (RAF). Tal padrão de desenvolvimento de reduzida alocação fotossintética e uma maior alocação ao caule e raiz foram respostas também observadas em algumas lianas e em algumas espécies arbóreas pioneiras quando crescidas sob sombreamento controlado com baixa razão V/VE (Lee, 1988; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995; Lee *et al.*, 1996; Lee *et al.*, 1997). Mas, *Terminalia ivorensis*, uma espécie tropical que demanda luz, apresentou um conjunto de respostas opostas àquelas aqui encontradas para *Canavalia*, com aumento da razão da área foliar e da área foliar

específica sob sombreamento com alteração da qualidade espectral comparada ao sombreamento neutro (Kwesiga & Grace, 1986). As respostas observadas por Kwesiga & Grace, (1986) em *T. ivorensis*, estão mais próximas daquelas obtidas no presente trabalho por *Gouania*. Esta espécie mostrou um padrão de alocação em torno de tecido fotossintético sob reduzida razão V/VE com aumento da razão de massa foliar e da razão de área foliar em 1,8% da DFF e diminuição da RMR. A razão da massa seca do caule e a área foliar específica foram pouco afetadas em *Gouania*, sob baixa densidade de fluxo de fótons e baixa razão V/VE, respostas estas também encontradas em espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento (Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1995; Kwesiga & Grace, 1986).

Embora as espécies em estudo tenham sobrevivido à baixa densidade de fluxo de fótons imposto pelo sombreamento natural, um distinto padrão de alocação de fotossintatos foi observado. Independentemente das alterações na qualidade espectral verificada em condições naturais, o sombreamento usualmente ocasiona uma série de alterações estruturais conferindo às plantas maior eficiência na captura de luz (Björkman, 1981). Deste modo, quando crescidas em sombreamento entre 1 a 2% da DFF ou abaixo de 1%, como no sub-bosque das florestas tropicais, as plantas apresentam aumento na área foliar por unidade de massa de folha (aumento na AFE), alta área foliar por unidade de massa total (aumento na RAF) e ainda baixa razão raiz/parte aérea (Popma & Bongers, 1988; Osunkoya & Ash, 1991; Walters *et al.*, 1993a; Poorter, 1999) quando comparadas às plantas mantidas em maiores densidades luminosas. Tais modificações foram evidenciadas em *Canavalia* como também em várias espécies pioneiras ou heliófitas oriundas tanto de clima temperado como dos trópicos (Thompson *et al.*, 1992a; Walters *et al.*, 1993a; Kitajima, 1994; Veenendaal *et al.*, 1996; Reich *et al.*, 1998; DeLucia *et al.*, 1998; Fetene & Feleke, 2001). O aumento na AFE como foi observado em *Canavalia* e em menor extensão em *Gouania*, foi ocasionado pela diminuição da biomassa das folhas. Folhas mais finas podem apresentar diminuição das camadas de parênquima paliçádico, bem como reduções dos componentes fotossinteticamente inativos,

tais como tecido epidérmico, parede celular e tecido vascular, facilitando deste modo a capacidade de difusão do CO₂ e permitindo assim uma maior interceptação de luz (Björkman, 1981; Lee, 1988; Wang *et al.*, 1994). Este conjunto de respostas como maior alocação aos tecidos fotossintéticos, alta AFE, alta RAF e RMF parece beneficiar características que favorecem o crescimento em detrimento à defesa, sob condições limitadas pela disponibilidade de energia (Walters *et al.*, 1993a). De fato, plantas de *Canavalia* mostraram taxas positivas de crescimento relativo e de assimilação líquida nas diferentes condições de sombreamento impostas. No entanto, o mesmo não foi verdadeiro em *Gouania*. Esta espécie chegou a exibir taxas de crescimento negativas sob sombreamento. Contudo, o padrão de distribuição de fotoassimilados foi diferenciado se comparado aos padrões concernentes à aclimação de espécies heliófitas quando mantidas em baixa luz. O aumento da R/PA e da RMR sob o sub-bosque do experimento 1 mostrou que plantas de *Gouania*, crescidas nestas condições, foram capazes de aumentar a alocação de fotossintatos ao sistema radicular em detrimento da parte aérea. Tal resposta ocorreu às custas de uma diminuição da alocação em torno do tecido fotossintético, uma vez que não foram observadas diferenças da AFE entre as plantas de clareira e sub-bosque e tampouco foi verificado aumento da RAF e RMF sob condições de baixa luz. Considerando a planta como um todo, mudanças que ocorrem na razão de área foliar, na razão de massa foliar, bem como na área foliar específica e na razão raiz/parte área refletem diferentes prioridades entre captura de luz em baixa ou alta densidade de fluxo de fótons, bem como aquisição de água e nutrientes (Björkman, 1981). Deste modo, uma maior razão raiz/parte aérea no sub-bosque como observado em *Gouania* pode indicar também uma maior tolerância a períodos de escassez de água (Lee *et al.*, 1997), uma vez que as florestas semidecíduas do interior do Estado de São Paulo, apresentam um período bem definido de estiagem. Aumento da R/PA em condições de sub-bosque também foi verificado para outras espécies de lianas que crescem na mesma floresta (Sanches & Válio, 2002b). Também, Küppers (1985), observou que entre espécies de diferentes formas de crescimento,

as lianas apresentaram maior alocação ao sistema radicular. Como discutido pelo autor, uma alta proporção de biomassa para as raízes, pode conferir a este grupo de plantas alta capacidade de regeneração uma vez que tais plantas normalmente vivem em ambientes não previsíveis. Já no segundo experimento, alterações na AFE e na RAF foram evidenciadas tanto em *Gouania* como em *Canavalia*, embora a primeira tenha sido menos sensível ao sombreamento com relação a estes parâmetros. Novamente, refutando a hipótese de que espécies heliófitas mostram aumento na alocação em torno do tecido fotossintético, *Gouania* mostrou aumento da RMC nesta condição em detrimento das folhas. Aumento na razão de massa do caule e não para folhas também já foi observado para espécies arbóreas de clima temperado crescidas em 25 e 5% da DFF (Reich *et al.*, 1998).

De forma geral o conjunto de respostas morfo-fisiológicas (R/PA, AFE, RAF e TAL) apresentadas por *Canavalia* e *Gouania* quando mantidas sob sombreamento natural parecem retratar distintas estratégias. A construção de folhas mais finas e frágeis (aumento da AFE e da RAF) e caules altos e delgados como observado pela formação de caule volúvel em *Canavalia* são características que favorecem o crescimento mas, podem representar riscos aos ataques por herbívoros e patógenos e torná-las mais susceptíveis à seca. *Gouania* respondeu menos à variação de luz comparada à *Canavalia*. Embora a maior R/PA observada em *Gouania* contribua para aumentos das taxas de respiração e diminua o balanço positivo de carbono, a formação de folhas mais espessas (menor AFE) e raízes mais desenvolvidas podem ser de primordial importância na tolerância ao sombreamento, pois a presença de folhas mais espessas e raízes mais desenvolvidas pode preveni-las dos ataques de herbívoros ou patógenos bem como pode torna-la capaz de recuperar tecido em caso de perdas acidentais (Walters *et al.*, 1993a; Kitajima, 1994; Veenendaal *et al.*, 1996; DeLucia *et al.*, 1998).

O acúmulo de biomassa nas plantas de *Canavalia* e *Gouania* foram consequência das suas taxas de crescimento. As espécies em estudo foram susceptíveis à irradiância e a qualidade espectral, com redução das taxas de crescimento e assimilação líquida

principalmente em baixas densidades de fluxo de fótons, incluindo o sombreamento natural. Mesmo assim, apresentaram taxas de crescimento positivas nestas condições. As taxas de crescimento relativo, que tratam do incremento de massa sob um determinado intervalo de tempo, apresentam basicamente dois componentes: a razão de área foliar (RAF) e a taxa de assimilação líquida (TAL). A RAF, o seu componente morfológico, é definida como a quantidade de área foliar por unidade de peso da planta, enquanto que a taxa de assimilação líquida, o componente fisiológico, refere-se à taxa de incremento no peso da planta por unidade de área foliar (Lambers & Poorter, 1992). Deste modo, os aumentos nas taxas de crescimento podem ocorrer em função do aumento das variáveis TAL e RAF (Osunkoya *et al.*, 1994). No presente estudo, as altas taxas de crescimento foram positivamente correlacionadas com o aumento na TAL e pouco ou inversamente relacionadas à RAF, ou seja, o aumento na disponibilidade de luz apresentou efeitos opostos sobre TAL e RAF sobretudo em *Canavalia*, dado que a TAL e a DFF foram positivamente relacionadas $r = 0,79$ e $p = 0,03$ enquanto que a RAF e DFF apresentaram relação inversa $r = - 0,76$ e $p = 0,04$ (dados não mostrados). Este resultado nos indica que o componente fisiológico (TAL) em maior densidade luminosa foi mais importante em determinar o aumento nas taxas de crescimento desta espécie. Resultados semelhantes foram verificados por Popma & Bongers (1988; 1991) e Osunkoya *et al.* (1994) para plântulas de arbóreas tropicais, mas uma tendência oposta, com relação positiva em torno do componente morfológico (RAF) foi determinante para altas taxas de crescimento relativo para algumas espécies arbóreas de clima temperado (Poorter & Remkes, 1990; Lusk & Del Pozo, 2002). Por outro lado, uma relação inversa entre RAF e TCR mostra que, sob baixas densidades luminosas, as taxas de crescimento são amplamente determinadas pelo seu componente morfológico (RAF), o que foi claramente verificado em *Canavalia* e em menor extensão em *Gouania*. Desta forma, plantas de *Canavalia* foram capazes de realizar ajustes fisiológicos ou morfológicos, quer quando submetidas à alta como à baixa densidade de fluxo de fótons. Poorter, (1999), com

embasamento no resultado de crescimento de 15 espécies arbóreas tropicais, verificou que a importância dos componentes em determinar as TCR variam ao longo de um gradiente de luz, com diferenças interespecíficas na TCR determinadas pela TAL em alta irradiância e pela RAF em baixa irradiância. A capacidade para aumentar a TAL pode tornar-se vantajosa somente quando há luz suficiente, de maneira que as plantas possam se beneficiar de uma alta capacidade fotossintética, enquanto que a capacidade para aumentar a RAF pode ser importante em um ambiente onde a interceptação de luz pode ser de importância primária (Poorter, 1999; Rijkers *et al.*, 2000). No entanto alguns resultados da literatura são conflitantes, uma vez que a sobrevivência e não o crescimento no sub-bosque de florestas tropicais pode ser considerada primordial. Então a alocação em torno de tecidos de armazenamento, como caule e raiz podem contribuir para manutenção das espécies nestes ambientes (Kitajima, 1994).

Uma vez que a RAF é o produto da AFE e da RMF (Lambers & Poorter, 1992), foi de interesse verificar se a ausência de uma relação entre RAF e TCR nas plantas de *Gouania* poderia estar ocorrendo em função da AFE ou da RMF. De fato, uma relação inversa entre AFE e TCR foi observada entre 0 a 15 e 15 a 30 dias de crescimento nesta espécie. Mas é preciso cautela na interpretação desses dados, pois neste período, as plantas de *Gouania* apresentaram taxas de crescimento negativas, tanto em sombreamento controlado como em sombreamento natural. Então, neste caso o aumento na AFE sob condições de sombreamento não foi suficiente em resultar taxas de crescimento positivas. Quando as relações entre RAF, AFE e RMF e TCR nas plantas de *Gouania* são analisadas por um período maior de crescimento (0 - 45 dias), verificam-se que as taxas de crescimento, são positivamente correlacionadas pelo aumento da RMF, um dos componentes da RAF e não pela AFE. Deste modo, as taxas de crescimento em *Gouania* sob baixa densidade de fluxo de fótons não são determinadas pelo componente morfológico relacionado à espessura foliar (AFE). Como mostrado por Reich *et al.* (1998), o aumento na alocação de biomassa em torno do caule sob

baixa densidade de fluxo de fótons e aumento no comprimento específico da raiz (comprimento da raiz/massa da raiz) para algumas espécies do seu estudo, podem estar relacionados com os padrões de TCR e níveis de luz. Embora o comprimento da raiz não tenha sido medido neste trabalho, é possível que, no caso de *Gouania*, outros parâmetros exerçam influência sobre suas taxas de crescimento. O distinto padrão de alocação de fotossintatos, com aumento de biomassa do caule bem como aumento do sistema radicular sob condições limitantes de luz podem indiretamente estar afetando as suas taxas de crescimento. Este padrão de alocação, como já discutido, pode eventualmente facilitar a sobrevivência de plantas de *Gouania* em ambiente de risco como o sub-bosque das florestas tropicais, condizente com a observação desta espécie também em ambiente mais sombreado da floresta.

A variação temporal dentre os parâmetros que compõem a TCR precisa ser levada em consideração (Poorter & Pothmann, 1992; Walters *et al.*, 1993b; Poorter, 1999). Por exemplo, as diferenças na AFE, RAF, RMF ocasionadas pela luz decrescem com o aumento do tamanho da planta indicando que estas variáveis são sujeitas às alterações ontogenéticas (Hunt, 1982; Walters *et al.*, 1993b; Poorter, 1999). No presente trabalho, diminuições das diferenças da AFE e RMF entre as plantas sob mais alta densidade luminosa e aquelas sob mais baixa densidade foram verificadas. Então, as mudanças intrínsecas ocasionadas pela idade das espécies em estudo estariam contribuindo para ausência de relações entre TCR e os seus componentes, em determinados períodos.

De forma geral as espécies aqui estudadas apresentaram mais altas taxas de crescimento sob maior densidade de fluxo de fótons. As lianas constituem um grupo de plantas com forma de vida muito peculiar, pelo fato de dependerem de outras plantas para o seu crescimento. Como corolário, este padrão de crescimento nos leva a pensar que tais plantas apresentam maior alocação ao tecido fotossintético em detrimento do caule. De fato, as espécies aqui estudadas apresentaram em condições de mais alta luz, valores em torno de 44 a 55% da biomassa total direcionada às folhas, corroborando com valores apontados por

Teramura *et al.* (1991) para lianas de clima temperado e maiores em relação à espécies arbóreas tropicais, as quais exibiram valores em torno de 10 a 35% dos fotoassimilados direcionados a folhas (Lee, *et al.*, 1996). Também Putz (1990), observou que, de modo oposto às árvores, cada incremento no caule de lianas, correspondia a um proporcional e maior aumento de biomassa em folhas. Da mesma forma que para RMF, algumas espécies de lianas apresentam aumento da AFE quando comparadas às plantas de outras formas de vida, devido a um menor investimento em estrutura das folhas (Castro-Díez *et al.*, 2000; Kazda & Salzer, 2000).

Todas essas características ligadas à sua forma de crescimento, como maior alocação de fotoassimilados para as folhas, aumento da área foliar específica com maior conteúdo de nitrogênio e alta taxa de produção de folhas (Castellanos *et al.*, 1989; Putz & Windsor, 1987; Kazda & Salzer, 2000) em conjunto poderiam lhe conferir às lianas altas taxas de crescimento em situações favoráveis. Como demonstrado por Cornelissen *et al.* (1996), as lianas exibiram mais altas taxas de crescimento quando comparadas às árvores e arbustos. Também, as espécies aqui estudadas exibiram altas taxas de crescimento quando mantidas em mais alta densidade luminosa. No entanto, os valores de TCR obtidos para as espécies aqui estudadas, estão dentro dos valores encontrados para espécies arbóreas de distintos estádios sucessionais (Huante & Rincón, 1998; Yu & Ong, 2001; Souza & Válio 2003a). Desta forma, não necessariamente uma alta RMF ocasiona aumentos nos valores das taxas de crescimento relativo em densidades de fluxo de fótons mais altas. Como confirmado por Dubbelden & Verburg (1996) as plantas com hábito de ascender, não investiram proporcionalmente menos biomassa no caule e mais nas folhas e também não apresentaram taxas de crescimento relativo mais altas, mas mostraram caules mais altos por unidade de massa de planta comparadas às plantas que se auto-sustentam. Deste modo, a noção freqüentemente assumida de que as lianas mostram altas taxas de crescimento, pode estar relacionada à disponibilidade de recurso no ambiente no qual elas crescem (Gartner, 1991a) como também ao hábito de forragear por

ambientes mais iluminados em uma via tridimensional dentro de uma floresta, ao passo que uma planta que se auto-sustenta é restrita apenas ao crescimento ereto (Peñalosa, 1983; Dubbelden & Verburg, 1996). Portanto, o padrão altamente competitivo comparado a espécies que se auto-sustentam pode estar relacionado à maior taxa de extensão do caule.

Canavalia pode se beneficiar em ambientes heterogêneos da floresta, mesmo sombreado, devido a sua alta TCR logo após a expansão das primeiras folhas e maior extensão do caule, podendo assim aumentar a probabilidade de alcançar ambientes de mais alta densidade luminosa. Além disso, *Canavalia* desenvolve longos entrenós e atrasa o desenvolvimento da superfície foliar em relação à extensão do caule, sendo este padrão de crescimento da parte aérea típico entre plantas que formam caule volúvel (French, 1977; Gartner, 1991b; Peñalosa, 1982; Putz & Holbrook, 1991). Esta estratégia pode ser uma importante adaptação das lianas com caule volúvel, pois aumentaria o sucesso na busca de suportes, diminuindo a sobrecarga de peso que as folhas expandidas poderiam exercer sobre o seu caule (French, 1977; Dubbelden & Oosterbeek, 1995). Por sua vez plântulas de *Gouania* apresentam um crescimento mais lento, não mostrando o hábito de ascender pelo menos até 6 meses aproximadamente (observação pessoal). Desta maneira, um crescimento com alocação para o sistema radicular e para o caule, bem como a presença de folhas mais espessas podem favorecê-las por mais tempo em condições de sub-bosque.

5.2 Efeitos da remoção de órgãos no crescimento

A fase de estabelecimento difere em muitos aspectos dos estádios posteriores do ciclo de vida das plantas, tanto em termos de dependência dos recursos derivados da planta mãe, quanto em relação às rápidas mudanças de desenvolvimento e padrões de alocação (Kitajima, 1996). Herbivoria e danos causados por patógenos têm sido considerados tão importantes quanto a luz em limitar a sobrevivência das espécies tropicais (Kitajima, 1994). A remoção dos cotilédones e folhas primárias mostra claramente a importância destes órgãos para o

estabelecimento inicial em *Canavalia*. Esta espécie mostrou-se capaz de arcar com remoção de cotilédones e folhas primárias em diferentes maneiras. A maneira pela qual as plantas respondem a eventos destrutivos pode depender de suas características como tamanho de semente, taxas de crescimento e de fatores externos como disponibilidade de recursos no ambiente (Armstrong & Westoby, 1993; Rosenthal & Kotanem, 1994).

No início do seu crescimento *Canavalia* exibiu altas taxas de crescimento relativo. Os resultados da remoção dos cotilédones e folhas primárias mostram que esta alta taxa de crescimento depende destes órgãos. Quando apenas uma folha jovem foi removida, a altura não foi reduzida em relação à planta intacta e ainda observou-se apenas uma redução da massa seca foliar, enquanto a massa seca do caule e raízes não foram afetadas. Um mecanismo de crescimento compensatório foi verificado neste tratamento, evidenciado pela maior área foliar do eofilo em relação à área do eofilo na planta controle. Como resultado do crescimento compensatório sobre a folha e da manutenção da biomassa, a TCR foi similar entre as plantas intactas e com remoção de uma folha jovem. O mesmo padrão foi verificado quando as plantas foram mantidas em 14% da DFF, indicando que até certo nível de sombreamento, *Canavalia* foi capaz de crescer e compensar parte do tecido perdido. Da mesma forma, diferentes espécies são capazes de exibir crescimento compensatório. Este atributo fisiológico já foi observado em gramíneas (Poorter & Nagel, 2000) e em *Trema micrantha*, uma arbórea pioneira (Válio, 2001). É provável que espécies que apresentem rápido crescimento também tenham maiores chances na captura de recursos e portanto sejam competitivamente superiores quando breves períodos de déficit de carbono lhe são impostos (Rosenthal & Kotanem, 1994; Gadd *et al.*, 2001). Dentro deste contexto, as características como crescimento compensatório podem ser fundamentais em *Canavalia* para a sobrevivência em ambiente de floresta tropical onde os riscos de perda de tecido são altas. A remoção de apenas uma folha adulta, resultou em um impacto negativo maior sobre o crescimento quando comparado à remoção de apenas uma folha jovem. A perda de uma folha adulta implica em redução da área fotossintética e

portanto de fonte de carbono, enquanto que a remoção de apenas uma folha jovem resulta em decréscimo da força do dreno, podendo neste caso estimular as respostas de crescimento compensatório (Lovelock *et al.*, 1999).

No entanto, reduções mais drásticas foram notadas após a remoção de duas folhas jovens ou de dois cotilédones. Embora o crescimento em altura tenha sido semelhante nestes dois tratamentos, algumas diferenças fazem-se notar refletindo o papel fisiológico destes órgãos sobre o crescimento inicial da planta. *Canavalia* foi mais sensível à remoção dos dois cotilédones quando comparada à remoção de duas folhas jovens, uma vez que, a área foliar, massa seca dos diferentes órgãos e taxas de crescimento foram superiores na última se comparadas às plantas com remoção total dos cotilédones. É possível que os efeitos da perda de tecido foliar tenham sido atenuados pela presença dos cotilédones. Resultados semelhantes foram obtidos por Bonfil (1998) onde plantas com cotilédones foram menos afetadas pela herbivoria quando comparadas às plantas sem cotilédones. Os efeitos da remoção dos cotilédones e folhas primárias são amplificados quando as plantas são mantidas em condições de sombreamento. Nestas condições uma redução de 95% nas taxas de crescimento das plantas em que os dois cotilédones foram removidos foi verificada. Quando as duas folhas adultas foram removidas os cotilédones estavam senescentes levando a taxas de crescimento negativas.

Canavalia apresenta taxas de crescimento positivas mesmo em condições de muito baixa DFF, como no sub-bosque no experimento 2. Este crescimento deve-se às reservas cotiledonares e a fotossíntese das folhas primárias, uma vez que as plantas submetidas à remoção de dois cotilédones mostraram taxas de crescimento negativas e ainda as plantas com duas folhas adultas removidas exibiram 100% de mortalidade sob condições de 1,64% da DFF. Os cotilédones em *Canavalia* representam 81% do peso seco total da plântula (massa seca dos cotilédones = 0,361 g $\pm$ 0,04; massa seca total da plântula = 0,443 g $\pm$ 0,06; n = 10) e são verdes, portanto é provável que alguma função fotossintética também seja desempenhada

por eles. A fim de resolver esta questão, cotilédones e folhas primárias foram também cobertos. Quando a energia luminosa foi bloqueada, as plantas com cotilédones cobertos mostraram taxas de crescimento similares às plantas controle indicando que o crescimento inicial em *Canavalia* é dependente da mobilização de reservas dos cotilédones e não da sua atividade fotossintética. De forma oposta, quando folhas jovens e adultas foram cobertas, o crescimento foi reduzido em aproximadamente 50% do valor das plantas intactas mostrando o papel da atividade fotossintética para o crescimento inicial. Deste modo, a tolerância ao sombreamento em *Canavalia* deve-se a um conjunto de fatores, como o tamanho da semente - 718 mg, o maior valor registrado entre treze espécies de lianas (Sanches, 1997), reserva dos cotilédones e atividade fotossintética das folhas primárias.

As taxas de crescimento negativas encontradas em *Canavalia* com remoção total de cotilédones e folhas primárias em 1,6% da DFF refletem a forte redução do crescimento da parte aérea. Assim o aumento na razão R/PA nestes tratamentos quando comparado às plantas intactas deveu-se não ao aumento do crescimento da raiz, mas sim à diminuição do crescimento da parte aérea apontando para a importância deste órgãos no estabelecimento inicial desta espécie. Em condições de casa de vegetação e em 14% da DFF, plantas com remoção total dos cotilédones mostraram maior R/PA, também devido ao menor crescimento da parte aérea quando comparadas às plantas intactas. Este resultado indica que a mobilização de reservas dos cotilédones é direcionada para o crescimento das primeiras folhas e não para o crescimento do sistema radicular. Em *Hymenaea courbaril*, uma leguminosa com semente grande, foi verificado por meio da aplicação de ^{14}C , que a mobilização de reservas cotiledonares foi usada para a construção de tecido fotossintético, o qual torna-se depois capaz de produzir açúcares e providenciar o crescimento para o sistema radicular (Santos, 2002). Evidência da mobilização de reservas cotiledonares para o crescimento da parte aérea em *Canavalia* foi demonstrada comparando-se plantas intactas com plantas em que apenas os cotilédones foram mantidos, impedindo-se totalmente o surgimento de gemas (experimento

não mostrado). Nesta situação, plantas apenas com cotilédones apresentaram massa seca das raízes significativamente reduzida em relação às plantas intactas (teste *t* de Student, $p < 0,001$), evidenciando que o principal dreno para mobilização de reservas cotiledonares nesta espécie são os eófilos.

Alguns estudos têm mostrado que plântulas oriundas de sementes grandes normalmente apresentam maior habilidade para sobreviver em condições de sombreamento quando comparadas às plântulas oriundas de sementes menores (Foster & Janson, 1985; Foster, 1986; Westoby *et al.*, 1992; Leishman & Westoby, 1994), o que poderia ser explicado pelos recursos extras fornecidos pelas sementes sob baixo DFF (Saverimuttu & Westoby, 1996). No entanto, plântulas maiores oriundas de semente grande requerem mais recursos para sua manutenção levando a altas taxas de respiração, o que seria desvantajoso em condições de sombreamento denso (Souza & Válio, 2001). Este pode ser o caso de *Canavalia*, onde as taxas de crescimento relativamente altas e alto ponto de compensação lumínica mesmo em baixa DFF podem mais adiante limitar a sua sobrevivência. Plantas de *Canavalia* que foram mantidas em sombreamento abaixo de 1% não foram capazes de sobreviver decorrido o período de um ano (observação pessoal). Logo, o tamanho da semente pode não ser a causa primária da tolerância da plântula ao sombreamento. A maneira como as plântulas usam suas reservas pode ser crucial para sua sobrevivência em baixa DFF. Isto poderia explicar algumas exceções. Uma espécie com grande semente e também baixo metabolismo (baixo ponto de compensação lumínica) como *Hymenaea courbaril*, reúne um conjunto de características que as tornam capacitadas para sobreviver no sub-bosque de floresta tropical (Silvestrini, 2000; Santos 2002). Por outro lado, *Schizolobium parahyba*, uma leguminosa também com semente grande apresentou sobrevivência nula no interior da Reserva de Santa Genebra, provavelmente devido às suas altas taxas de crescimento (Souza & Válio, 2001). Então a vantagem de uma grande semente existe, mas pode ser em alguns casos efêmera (Walters & Reich, 2000) ou espacial, auxiliando as plântulas a penetrar ou emergir de uma camada de serrapilheira

(Molofsky & Augspurger, 1992; Seiwa & Kikuzawa, 1996; Metcalfe & Grubb, 1997). Também plântulas oriundas de sementes maiores são capazes de tolerar perda de folhas melhor que plântulas oriundas de sementes menores (Armstrong & Westoby, 1993; Bonfil, 1998) ou de arcar com períodos de escassez de água (Baker, 1972; Grubb & Metcalfe, 1996). No entanto, vários estudos têm apontado fracas correlações entre tamanho de semente e sobrevivência em baixa luz, tanto em amplo (Augspurger, 1984; Souza & Válio, 2001) quanto em estreitos pares filogeneticamente contrastados (Ellison *et al.*, 1993; Grubb & Metcalfe, 1996). A despeito do seu reduzido tamanho da semente, (Sanches & Válio, 2002a), *Gouania* foi capaz de arcar com remoção total de cotilédones e/ou folhas primárias mesmo em condições de 1,6% da DFF. Os cotilédones em *Gouania* são verdes e fotossintéticos, correspondendo a 19% do peso seco total da plântula e permanecem aderidos à planta por um maior período, se comparado à *Canavalia*.

Outras características fisiológicas podem conferir tolerância ao sombreamento e à perda de tecidos. Uma planta que apresente um sistema radicular bem desenvolvido pode também tolerar déficit de carbono e recuperar biomassa perdida por herbivoria (Küppers, 1985; Strauss & Agrawal, 1999; Longbrake & McCarthy, 2001). De forma geral, *Gouania* foi pouco sensível à retirada de cotilédones e folhas primárias, não alterando o padrão de alocação de fotoassimilados e as taxas de crescimento relativas em 40 e 1,6% da DFF. No momento em que os tratamentos de remoção de cotilédones e folhas primárias foram impostos, esta espécie apresentava uma R/PA de $0,30 \pm 0,09$, ao passo que *Canavalia* neste mesmo estágio apresentava uma razão R/PA de $0,10 \pm 0,01$. Uma maior R/PA tem sido associada com tolerância à herbivoria, uma vez que o carbono armazenado no sistema radicular poderia servir para o crescimento da parte aérea (Strauss & Agrawal, 1999). É provável que em *Gouania* os recursos oriundos do sistema radicular tenham sido suficientes para arcar com períodos de estresse, seja este causado pela pouca luz ou perda de tecido. Ao lado disto, um menor metabolismo respiratório, caracterizado pelo baixo ponto de compensação de luz

(Lüttge,1997) pode garantir a sobrevivência e possíveis danos ocasionados por eventos destrutivos. Também a menor taxa de crescimento relativo no período entre 0 a 15 dias pode ser um dos atributos fisiológicos que tenham favorecido *Gouania* sob estresse ocasionado pela remoção de folhas ou cotilédones. Uma planta com menor TCR no período de perda de tecido requer somente um pequeno aumento na sua TCR para compensar esta perda, enquanto que uma planta com maior TCR irá requerer proporcionalmente maiores aumentos. Se plantas intactas e predadas com alta TCR estão crescendo em condições ótimas, as primeiras irão crescer tão rapidamente que as plantas sem folhas dificilmente alcançarão o tamanho final da primeira (Hicks & Turkington, 2000).

Deste modo, diferenças nas taxas de crescimento e no padrão de alocação de fotossintatos das espécies em estudo podem limitá-las em diferentes micro-sítios da floresta. Caso algum evento destrutivo (perda de tecidos por herbivoria ou queda de ramos) venha a ocorrer em *Gouania*, provavelmente suas chances de recuperação serão altas. Em *Canavalia*, a sobrevivência a eventos destrutivos dependerá da intensidade da predação, bem como dos recursos no ambiente. Ainda em lianas, fatores adicionais como limitações na disponibilidade de suporte e intolerância à sombra podem também afetar sua sobrevivência abaixo do dossel (Putz, 1984; Carter & Teramura 1988).

5.3 Atividade Fotossintética

Heterogeneidade no ambiente de luz, é uma das características marcantes do micro-habitat ocupado pelas lianas, uma vez que iniciam sua vida no solo de uma floresta tropical e com adequado suporte ascendem ao dossel. Portanto, este grupo de plantas pode experimentar, durante o seu crescimento, extremas diferenças na quantidade de radiação (DFF) bem como na qualidade espectral (V/VE) (Lee & Richards, 1991). O sucesso de uma liana em um habitat particular irá depender em grande parte de seus ajustes fisiológicos ao ambiente. Ambas as lianas aqui estudadas foram capazes de tal ajuste, mas em diferentes extensões.

As mais altas taxas fotossintéticas sob radiação plena foram alcançadas aproximadamente às 8:30, quando a densidade de fluxo de fótons estava em torno de 600 a 700 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, radiação esta que se ajusta com a faixa de saturação lumínica em ambas as espécies. Também as mais altas taxas de condutância estomática (gs) foram obtidas logo no início da manhã mas, após este período uma forte queda nas taxas de condutância foi observada. O menor valor da gs foi verificado em torno das 11:30, horário em que a DFF atingiu seu máximo valor e a temperatura foliar em ambas as espécies que estava em 21°C logo no início da manhã, alcançou valores de 39°C. Como água e dióxido de carbono partilham a mesma via de difusão, a queda na gs foi acompanhada por um substancial declínio nas taxas de assimilação e transpiração. Estes resultados nos sugere uma incapacidade das plantas manterem altas taxas de transpiração sob condições de altas temperaturas e sob o pico da irradiância, uma vez que a diminuição da condutância estomática implica em minimizar perda de água (de Mattos *et al.*, 2002).

É provável que a redução na atividade fotossintética tenha sido ocasionada apenas por uma limitação difusional e não enzimática, uma vez que o fechamento dos estômatos restringiu a concentração interna do CO_2 (C_i) no interior do mesófilo (Chaves, 1987; Quick *et al.*, 1992; Lüttge, 1997). Além disso, os efeitos no horário do pico da irradiância foram maiores sobre a gs, devido a uma queda proporcionalmente maior deste parâmetro quando comparado à assimilação, contribuindo para redução na disponibilidade da C_i de CO_2 (Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1992). Vale ressaltar que, ambas as espécies foram capazes de recuperar as taxas de condutância estomática contribuindo para o aumento das taxas de assimilação e transpiração no período vespertino.

Fechamento dos estômatos com decréscimo no ganho de carbono no horário mais quente do dia é um fenômeno que tem sido verificado em várias espécies do mediterrâneo (Tenhunen *et al.*, 1980, 1981, 1984) e do cerrado (Franco, 1998; Franco & Lüttge, 2002; de Mattos *et al.*, 2002), onde as plantas estão sujeitas à altas irradiâncias e maiores déficits de

pressão de vapor d'água. Mesmo em florestas tropicais úmidas, onde as condições climáticas são mais amenas, a reduções das taxas de assimilação do CO₂ já foi registrada em várias arbóreas em dias de céu claro, quando as temperaturas foliares atingiram valores acima de 35°C e o déficit de pressão de vapor d'água entre a folha e o ar ficou superior a 26 mmol mol⁻¹ (Aylett, 1985; Roy & Salager, 1992; Zots & Winter, 1996).

Nas lianas em estudo, o fechamento estomático, que causou redução de 70% na assimilação em *Canavalia* e 40% em *Gouania*, do valor máximo alcançado no dia, foi provavelmente o resultado de uma combinação de estresses múltiplos como alta temperatura, alta densidade de fluxo de fótons e déficit de pressão de vapor d'água. Pouco provável, é o fato de que tal restrição na assimilação tenha sido ocasionada por uma redução interna no "status" da água das plantas, uma vez que estas estavam sempre bem regadas antes das medidas serem efetuadas. Padrões de curso diário mostram marcada depressão na condutância estomática em várias lianas de uma floresta tropical seca no México (Castellanos, 1991). Também, assimilação em lianas de clima temperado mostrou-se sensível a mudanças nas diferenças de concentração de vapor de água entre a folha e o ar. Decréscimos na assimilação em torno de 24 a 56% foram registrados em diferentes espécies de lianas por Carter *et al.* (1989) e de forma similar um decréscimo de 56% foi verificado por Forseth & Teramura (1987) em *Pueraria lobata*. O decréscimo na condutância estomática de tais espécies foi na maior parte das vezes acompanhado por uma substancial queda no ganho de carbono e da concentração interna do CO₂, implicando que, da mesma forma às lianas aqui estudadas, a redução nas taxas de assimilação devem-se em parte ao fechamento estomático e não a uma limitação enzimática. Beel *et al.* (1988) encontraram diferenças na sensibilidade estomática em resposta ao aumento do déficit de pressão de vapor d'água e temperatura. Enquanto *Vitis vulpina* e *Parthenocissus quinquefolia* apresentaram marcada redução da condutância, *Lonicera japonica* mostrou aumentos do gs ao redor do meio dia, resultando em substancial perda de água nesta espécie. Os autores discutem que ambos os fatores, sensibilidade

estomática e variações no ambiente físico devem ser importantes no controle da perda de água nas diferentes espécies de lianas.

Em lianas os efeitos ocasionados por estresse de água podem ser considerados tão importantes quanto à luz em limitar as trocas gasosas (Castellanos, 1991). O peculiar padrão de crescimento nesta forma de vida com ênfase em tecidos fotossintéticos em relação ao caule reflete sobre sua arquitetura hidráulica, a qual pode potencialmente afetar as relações de água e o padrão de trocas gasosas (Tyree & Ewers, 1996). O xilema em plantas superiores apresenta funções básicas de transporte e armazenamento de água e minerais, bem como suporte. Como em lianas a sustentação depende de outras plantas, a função mecânica do xilema caulinar é muito reduzida comparada a uma planta que se auto sustenta (Ewers *et al.*, 1991). Problemas associados ao transporte de água devido à presença de caules mais finos, seriam então compensados por uma maior condutividade hidráulica específica (taxa de fluxo por gradiente de pressão por área transversa do caule) (Fichtner & Schulze, 1990; Gartner *et al.*, 1990). Este aumento na condutividade é atribuído a um conjunto de características anatômicas como aumento do diâmetro, comprimento e frequência dos vasos (Ewers *et al.*, 1990; Ewers *et al.*, 1991; Ewers & Fischer, 1991; Fichtner & Schulze, 1990). Apesar dos problemas relacionados ao transporte de água em caules finos, serem superados pelas características anatômicas acima citadas, estas plantas tornar-se-iam mais susceptíveis em climas sazonalmente secos, com alta demanda transpiracional e a limitada disponibilidade de água (Fichtner & Schulze, 1990) como encontrado na região de Campinas nos meses de abril a setembro. Porém, nestes ambientes, elas mostram maior abundância e diversidade (Gentry, 1991; Morellato & Leitão-Filho, 1996). Então, para lianas que na sua maioria ocupam ambientes abertos com alta luminosidade e alta demanda evaporativa, um maior controle da condutância pode ser particularmente importante, principalmente se levarmos em consideração as características anatômicas citadas acima. Um mecanismo com marcado fechamento estomático, acarretando em reduções da assimilação permitiria a este grupo de plantas restringir a perda de água mesmo antes de qualquer redução do seu estado hídrico (Teramura *et al.*, 1991; Tinoco-

Ojanguren & Pearcy, 1993a). Porém, *Uncaria tomentosa*, uma liana comum da Ilha do Barro Colorado, apresentou apenas um sutil decréscimo nos valores da condutância e assimilação próximo ao meio dia, em ambas estações (Zots & Winter, 1996). Como discutido pelos autores, um sistema radicular profundo ao lado de uma eficiente condução hidráulica, neste caso, poderia auxiliar a performance fotossintética nas horas mais desfavoráveis. Assim, lianas podem apresentar diferentes respostas fisiológicas em função do aumento da DFF e do déficit de pressão de vapor d'água (Carter *et al.*, 1987).

Os resultados obtidos mostraram que não apenas a alta densidade de fluxo de fótons encontrada em condições de radiação plena, limitaram em parte o ganho de carbono nas espécies em estudo. Mesmo condições mais amenas de luz, restringiram o ganho de carbono na hora mais quente do dia, principalmente em *Canavalia*, onde reduções de 56 e 48% das taxas de assimilação foram detectadas em 40 e 10% da DFF respectivamente. Por outro lado, *Gouania*, além de mostrar menores reduções nas taxas de assimilação de carbono em condições de radiação plena e em 40% da DFF, sob condições de 10% da DFF, esta planta mostrou aumentos destas taxas ao redor do meio dia ao lado da manutenção das taxas de condutância estomáticas. As respostas apresentadas por *Canavalia* indicam que não apenas alta densidade luminosa pode limitar as trocas gasosas, mas também temperaturas foliares acima de 35°C podem ocasionar tais reduções, apontando para maior sensibilidade termal nesta espécie. Assim, sob determinada condição ambiental *Canavalia* e *Gouania* apresentam distintos padrões de assimilação, condutância e transpiração.

Quando as plantas foram crescidas sob 1,5% da DFF, o padrão de trocas gasosas é revertido para um quadro oposto em relação ao encontrado em maiores densidades luminosas. Embora em termos absolutos as taxas fotossintéticas e da gs estivessem bem abaixo dos valores obtidos em condições de mais alta DFF, não foram observadas mudanças nestes valores ao longo do dia, pelo contrário, as taxas fotossintéticas e de condutância estomática foram mais altas na hora mais quente do dia, acarretando em pequeno aumento nas taxas de transpiração. Como resultado os valores da concentração interna do CO₂ (aproximadamente

239 ppm em baixa DFF) foram maiores se comparado aos valores encontrados para as plantas mantidas em radiação plena. Assim como em outras espécies tropicais (Bazzaz & Picket, 1980; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991) as lianas do presente estudo, quando crescidas em baixa densidade luminosa, mostraram baixos valores de A e baixa capacidade fotossintética. Por outro lado, foram capazes de manter os estômatos abertos por mais tempo. Separadamente ou em combinação estes fatores poderiam contribuir para a manutenção da concentração interna do CO_2 (Percy, 1987; Mulkey *et al.*, 1991; Tinoco-Ojanguren & Percy, 1993a). Considerando que atividade competitiva da oxigenase sobre a RuBP carboxilase é menor em alto C_i , sua alta concentração resultaria em aumento da eficiência quântica, o que pode ser determinante para o ganho de carbono em um ambiente quente e limitado pela luz (Percy, 1987). Apesar de certa similaridade das espécies nas respostas de assimilação e condutância no decorrer do dia sob baixo DFF, algumas diferenças fazem-se notar. Enquanto *Canavalia* permaneceu por um menor período com sua máxima assimilação e condutância, *Gouania* apresentou uma resposta mais rápida e permaneceu por mais tempo com valores relativamente altos de g_s e A . Tais diferenças na dinâmica fotossintética podem fornecer indícios de um melhor aproveitamento no uso dos fechos de luz nas plantas de *Gouania* (Tinoco-Ojanguren & Percy, 1992). Woods & Turner (1971) verificaram que espécies mais tolerantes ao sombreamento apresentaram uma abertura mais rápida dos estômatos que o fechamento, quando comparada às espécies menos tolerantes, permitindo às primeiras, maior vantagem no ganho de carbono em curtos períodos de luz para a fotossíntese.

Diferenças na disponibilidade de luz afetam o metabolismo das plantas. Quando comparações nas curvas de assimilação em função do aumento da irradiância são feitas entre plantas crescidas em alta e baixa intensidade de luz, uma mudança na forma da curva é normalmente revelada, com concomitante reduções nas taxas fotossintéticas, no ponto de compensação e saturação lumínica nas plantas crescidas em baixa luminosidade (Ridloch *et al.*, 1991; Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1996). As lianas aqui estudadas apresentaram tais alterações, com reduções nas taxas fotossintéticas e no ponto de saturação lumínica quando

crescidas em 1,5% da DFF. Em lianas, a saturação da fotossíntese pela luz é normalmente alcançada acima ou próximo ao pico da densidade de fluxo de fótons ao qual as folhas têm sido expostas (Castellanos, 1991). Mas curiosamente no presente estudo, o ponto de saturação lumínica em condições de alta luminosidade (aproximadamente $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) foi atingido abaixo do pico de irradiância a qual as folhas estavam expostas, como também o foi em *Lonicera sempervirens* e *Lonicera japonica* (Schierenbeck & Marshall, 1993). Ainda, baixo ponto de compensação de luz foi obtido em *Canavalia* crescida em alta DFF. Tal atributo tem sido observado também em lianas de clima temperado como em *Pueraria lobata*, *Hedera helix* e *Clematis virginiana* (Carter & Teramura, 1988) e tropical, como em *Vigna unguiculata*, *Phaseolus lunatus* e *Cissus sicyoides* (Castellanos, 1991).

Baixo ponto de compensação de luz parece ser então uma característica comum em lianas tanto de clima tropical quanto de clima temperado e ainda taxas positivas de assimilação já foram evidenciadas em ambientes abaixo de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Winter *et al.*, 1986; Castellanos, 1991). De forma geral os pontos de compensação de luz obtidos no presente estudo em ambas as condições de crescimento equivalem aos níveis de radiação encontrados no sub-bosque da Reserva de Santa Genebra (Gandolfi, 2000).

Sob condições de 1,5% da DFF, as espécies exibiram um comportamento distinto quando comparadas às plantas crescidas em sol pleno. *Gouania* mostrou-se fisiologicamente melhor adaptada à sombra, dado seu menor ponto de compensação e saturação lumínica, enquanto que *Canavalia* foi mais pobremente adaptada, uma vez que esta espécie requer DFF relativamente mais alta para atingir os pontos de compensação e saturação lumínicas. Estes resultados corroboram aqueles encontrados por Carter & Teramura (1988) onde a atividade fotossintética foi avaliada em diferentes espécies de lianas. Dentre as espécies estudadas, as lianas com caule volúvel apresentaram maiores pontos de compensação e saturação lumínicos e mais baixa taxa fotossintética sob baixa luz enquanto que, *Parthenocissus quinquefolia*, uma liana com gavinhas foi mais altamente adaptada à sombra, com baixo ponto de compensação de luz ($20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), alta taxa fotossintética sob baixa luz ($3,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e baixo ponto

de saturação lumínica ($160 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Tais valores estão dentro da faixa dos aqui obtidos em *Gouania*, uma liana também com gavinhas. Para Carter & Teramura (1988) a adaptação fisiológica à baixa intensidade de luz pode estar relacionada aos mecanismos de ascensão; lianas com caule volúvel seriam mais pobremente adaptadas à sombra comparadas àquelas com gavinhas. Baixo ponto de compensação lumínica como encontrado em *Gouania*, seria condizente com sua ocorrência também no sub-bosque da floresta, por estar relacionado a uma menor taxa de respiração (Thompson *et al.*, 1992b), uma característica que parece ser imprescindível para sobrevivência em um ambiente limitado por luz (Loach, 1967; Kitajima, 1994).

Lianas predominantemente ocupam ambientes com alta densidade luminosa e maior variabilidade ambiental, de forma similar à ocupação de espécies de início de sucessão. Deste modo, presume-se que os valores do $A_{\text{máx}}$ - taxa de assimilação medida em condições saturantes de luz, para espécies que ocupam estes ambientes, são altos, oferecendo vantagem competitiva na captura de recursos (Ackerly *et al.*, 1996). Da mesma forma, seria esperada uma maior habilidade de se aclimatarem à alta DFF, aclimação esta medida como a diferença da $A_{\text{máx}}$ entre alta e baixa densidade luminosa (Fredeen & Field, 1996). Mas, os valores da $A_{\text{máx}}$ encontrados para as lianas aqui estudadas estão abaixo dos valores obtidos para espécies arbóreas de início de sucessão (Strauss-Debenedetti & Bazzaz, 1991; Silvestrini, 2000), e a aclimação foi mais evidente em *Canavalia* se comparada à *Gouania*. Ainda que, a fotossíntese possa ser com frequência positivamente relacionada com a AFE (Chazdon *et al.*, 1996), nenhuma taxa fotossintética particularmente alta tem sido encontrada para espécies de lianas (Zots & Winter, 1996), como seria esperado pela alta AFE, baixa alocação de matéria seca ao caule ou rápidas taxas de crescimento (Castellanos *et al.*, 1989; Castellanos, 1991; Kazda & Salzer, 2000). Baseando-se nos estudos acima e com os dados obtidos no presente trabalho, não foram observadas diferenças consistentes na fisiologia das folhas entre arbóreas e lianas. Contudo, em maior extensão que em árvores, lianas são capazes de aumentar o comprimento do

entrenó ou suprimir a expansão da folha em resposta ao sombreamento local, apresentando também maior produção e taxas de substituição de folhas (Peñalosa, 1983, 1984; Putz & Windsor, 1987). A maior área foliar específica pode resultar em folhas com superfícies maiores comparadas à outras formas de crescimento no mesmo habitat (Castellanos, 1991). Estas características em conjunto, poderiam compensar em parte as taxas fotossintéticas relativamente baixas encontradas no presente estudo. Um possível contraste entre folhas de lianas e de arbóreas reside no fato de que as primeiras podem experimentar ambientes mais heterogêneos de luz se equiparado a uma espécie arbórea de início de sucessão (Holbrook & Putz, 1996).

O distinto modo de aclimação à DFF pode refletir em pequenas diferenças na ocupação de ambientes dentro da floresta. De forma geral, as plantas estudadas exibiram reduções na assimilação, condutância estomática e transpiração sob 1,5% da DFF. A redução da $A_{\text{máx}}$ em plantas sombreadas pode ter sido ocasionada pela construção de folhas mais finas, com pequeno volume celular por unidade de área e baixa densidade estomática, resultando em menor concentração de enzimas fotossintéticas e de transportadores de elétrons (Sims & Pearcy, 1989; Chazdon *et al.*, 1996). *Canavalia*, assim como outras espécies típicas de ambientes abertos (Bazzaz & Carlson, 1982; Langenheim *et al.*, 1984; Ramos & Grace, 1990), foi capaz de ajustar-se fisiologicamente aos diferentes níveis de luz, com decréscimos nas taxas fotossintéticas em paralelo às reduções da DFF. Similarmente *Stigmaphyllon lindenianum*, uma liana com caule volúvel, mostrou, quando exposta à alta intensidade luminosa, aumentos de 30% da sua capacidade fotossintética em relação às folhas mantidas na sombra (Avalos & Mulkey, 1999). Portanto a reduzida capacidade fotossintética em *Stigmaphyllon lindenianum* sob sombra, confirma o mesmo padrão de plasticidade fisiológica obtida no presente estudo em *Canavalia*, como também em outras lianas com caule volúvel (Carter & Teramura, 1988). Uma vez que atingem o dossel das florestas e experimentam uma grande heterogeneidade no ambiente de luz, seria razoavelmente esperado que tais plantas tenham sofrido forte seleção

para maior plasticidade e assim arcar com as possíveis mudanças no ambiente de luz (Avalos & Mulkey, 1999).

Contudo, *Gouania* uma planta com gavinhas e que também predomina em ambientes com alta densidade luminosa apresentou respostas mais estreitas. As taxas fotossintéticas foram mantidas em níveis relativamente altos em até 10% da DFF e ainda sob 1,5% a diferença da $A_{\text{máx}}$ entre alta e baixa luz foi menor se comparada às plantas de *Canavalia*. Deste modo, não seria necessariamente o padrão de distribuição em alta densidade luminosa determinante para uma maior plasticidade fisiológica. De fato, vários estudos não têm encontrado tais relações, como foi demonstrado pela ausência de diferenças significativas da $A_{\text{máx}}$ entre 1 e 60% da DFF em *Solanum aviculare* uma espécie arbórea pioneira (Turnbull, 1991). Bazzaz & Picket (1980) sugerem que o ambiente de luz das espécies pioneiras é altamente heterogêneo e deste modo predizem que estas espécies apresentariam altos níveis de plasticidade fotossintética. De modo oposto, Pearcy (1987) enfatiza que as espécies tolerantes à sombra, que crescem em um ambiente pontuado de breves e imprevisíveis períodos de luz deveriam ser mais plásticas quando comparadas às pioneiras. Mas, independente destas visões, é importante ressaltar que plantas em ambientes de sol ou sombra estão sujeitas a diferentes pressões seletivas (Chazdon *et al.*, 1996). Em baixa intensidade luminosa, maximizar a fotossíntese requer maximizar a quantidade de luz absorvida e o rendimento quântico para absorção do CO_2 e ao mesmo tempo minimizar as suas perdas através de baixas taxas de respiração. Ao lado disto, um alto estado de indução incluindo a ativação da ribulose biscofosfato carboxilase/oxigenase, manutenção dos intermediários do ciclo de Calvin e da abertura estomática podem ser cruciais para uma maior eficiência na utilização dos feixes de luz (Percy, 1990). Embora os níveis de sombreamento, aos quais as plantas foram expostas não traduzem o ambiente dinâmico do interior da floresta, observou-se que *Gouania* foi capaz de apresentar maior taxa fotossintética em 1,5% da DFF e manteve as taxas relativamente altas por um período mais prolongado que *Canavalia*. Deste modo, a maior $A_{\text{máx}}$ encontrada em

Gouania sob baixa DFF pode refletir características intrínsecas do seu aparelho fotossintético, o qual auxiliaria na manutenção do estado de indução (Poorter & Oberbauer, 1993; Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1993b).

Por outro lado, em ambientes com alta luminosidade, o aumento na razão entre carbono absorvido e água perdida por transpiração (eficiência do uso da água), pode ser mais importante para o contínuo crescimento, preferencialmente ao ganho de carbono em si (Hanba *et al.*, 2002). Apesar dos valores nas taxas de assimilação sob alta DFF serem similares em *Canavalia* e *Gouania*, a primeira foi superior na EUA sob radiação plena e em 40% da DFF, como resultado de uma maior queda nas taxas de transpiração. Aumento na EUA é uma característica que tem sido relacionada à distribuição das espécies em ambientes que sofrem limitação de água (Küppers, 1984; Hanba *et al.*, 2002). É provável que, em *Canavalia* a aclimação em alta luz seja distinguida por um conjunto de respostas que minimize a perda de água em relação ao ganho de carbono, tendo em vista que lianas podem exibir uma morfologia caulinar que facilita o transporte de água, como já discutido anteriormente. Vários trabalhos, realmente têm documentado maior eficiência do uso da água em espécies de início de sucessão ou em espécies de comum ocorrência em habitats mais secos (Bazzaz, 1979; Field *et al.*, 1983).

Também em mais alta densidade luminosa, a privação do CO₂ interno induzida pelo fechamento estomático poderia aumentar a susceptibilidade do aparelho fotossintético ao estresse por alta intensidade de luz, levando à fotoinibição (Powles, 1984; Muraoka *et al.*, 2000), o que ainda poderia ser agravado pelas altas temperaturas foliares (Mulkey & Pearcy, 1992). Mas tal situação pode ser amenizada caso algum mecanismo de regulação do excesso de luz, potencialmente danoso esteja em operação (Franco & Lüttge, 2002). Nas lianas em estudo, o acentuado declínio do rendimento quântico efetivo, coincidindo com o horário do pico de irradiância e com o decréscimo da fotossíntese perto do meio dia pode ser considerado como um ajuste às condições prevalecentes. Porém, a queda do $\Delta F/F_m'$ foi compensada pelo

aumento da extinção não fotoquímica (NPQ), o qual é considerado um processo protetor (de Mattos *et al.*, 1999). O NPQ apresenta diferentes componentes de acordo com sua cinética de relaxação e que são representados em ordem do mais rápido ao mais lento pelo qE (estado de alta energia), qT (extinção transitória) e o qI (extinção fotoinibitória) (Horton *et al.*, 1996; White & Crichtley, 1999). Provavelmente, nas plantas em estudo, o declínio da eficiência fotoquímica foi relacionado ao componente de relaxação rápida do NPQ, através da dissipação de energia, via uma manutenção de um gradiente eletroquímico de prótons pelas membranas dos tilacóides e pela dissipação de calor gerado pelo ciclo da xantofila (Thiele *et al.*, 1998), o que ficou evidenciado pela completa recuperação do $\Delta F/F_m'$ depois do ocaso (Franco *et al.*, 1996; Franco *et al.*, 1999; Franco & Lüttge, 2002). Valores de NPQ em torno de 3,5 como aqui observado em *Gouania* em condições de radiação plena são típicos para plantas crescendo sob sol pleno (Bilger *et al.*, 1995) e valores de 4,70 como observado em *Canavalia* são considerados altos e comuns em espécies características de ambientes de sol (Johnson *et al.*, 1993).

Deste modo, mudanças processos de extinção não fotoquímica podem auxiliar na proteção do aparelho fotossintético contra danos causados por excesso de energia (Demmig-Adams & Adams, 1992a). Esta coordenação foi crucial para as lianas aqui em estudo, uma vez que as taxas de saturação lumínica para assimilação do CO_2 e para a taxa de transporte de elétrons foram relativamente baixas. Evidência de tal coordenação foi detectada pelos valores de $\Delta F/F_m'$ obtidos antes do amanhecer e que equivalem a razão F_v/F_m (Genty *et al.*, 1989). O valor da razão F_v/F_m a qual tem sido usada como uma medida de fotoinibição (de Mattos *et al.*, 2002), estava em 0,8 ou muito próximo a este. Tais valores são típicos para folhas saudáveis e não estressadas (Krause *et al.*, 2001). Portanto, o excesso de luz que a princípio seria danoso para *Canavalia* e *Gouania*, foi dissipado em forma de calor, protegendo as plantas contra o foto-dano. Assim, a provável fotoinibição observada em *Canavalia* e *Gouania*, definida como inibição da fotossíntese causada pela luz excessiva, foi dinâmica e reversível (Krause &

Winter, 1996; He *et al.*, 1996). Tal reversibilidade da fotoinibição tem sido encontrada em várias plantas tropicais de diferentes formas de vida, incluindo lianas, que ocupam clareiras de aproximadamente 60 - 90 m² e portanto experimentam diferentes regimes de luz durante o dia (Krause & Winter, 1996; Thiele *et al.*, 1998), em espécies arbóreas que ocupam posições do dossel (Krause *et al.*, 1995), em espécies pioneiras mantidas em clareiras artificiais (Krause *et al.*, 2001), bem como em espécies do cerrado (Franco & Lüttge, 2002). Em uma avaliação da razão Fv/Fm sob condições de alta densidade luminosa em espécies arbóreas, Krause *et al.* (2001) verificaram que as pioneiras apresentaram valores muito próximos a 0,8 no período matutino enquanto que as tardias exibiram valores bem abaixo de 0,8, apontando para fotoinibição crônica nas últimas. Os autores atribuem a melhor performance das pioneiras aos altos níveis de β -caroteno e aumento das razões de clorofila a/b.

Mudanças na composição de pigmentos, sob as condições de luz prevaletentes são reconhecidas para um grande número de espécies (Demmig-Adams *et al.*, 1995). Entre estas, destaca-se o duplo papel exercido pelos carotenóides tanto como pigmento acessório sob baixa iluminação, tanto como pigmento protetor contra estresse ocasionado por alta luz (Young, 1991). Embora os níveis absolutos de carotenóides totais tenham se mostrados reduzidos sob condições de mais alta densidade luminosa, ambas as espécies em estudo exibiram uma maior proporção da razão carotenóide/clorofila total nesta condição, indicando o possível papel protetor deste conjunto de pigmentos sob alta densidade luminosa. Parte do conteúdo dos carotenóides em plantas crescendo sob alta DFF pode conter uma significativa porção dos pigmentos do ciclo da xantofila (Logan *et al.*, 1996; Rosevear *et al.*, 2001). Como demonstrado por Demmig-Adams & Adams, (1992b), os arbustos e lianas que apresentaram reduzida capacidade fotossintética sob radiação plena, converteram mais de 80% dos pigmentos do ciclo da xantofila em zeaxantina, o que seria suficiente para conferir fotoproteção, no horário de maior irradiância.

Além disto, a contínua exposição das folhas à alta densidade luminosa acarretou em aumento da temperatura foliar chegando as plantas a alcançarem temperaturas de 39°C. Somada à baixa disponibilidade de CO₂ no interior do mesófilo, ocasionada pelo fechamento dos estômatos, altas temperaturas são propícias para os aumentos das taxas de fotorrespiração. Apesar de não medida diretamente no presente estudo, a fotorrespiração possivelmente pode contribuir para proteção do aparelho fotossintético contra os efeitos deletérios da alta intensidade de luz sob baixo Ci (Muraoka *et al.*, 2000).

Sob sombreamento, *Canavalia* e *Gouania* apresentaram valores do $\Delta F/F_m'$ no decorrer do dia próximos dos valores obtidos antes do amanhecer, ao lado de reduzida taxa de extinção não fotoquímica. No entanto, é fato conhecido que muitas plantas após longo período de aclimação à sombra podem sofrer fotoinibição se submetidas abruptamente à alta luminosidade (Lovelock *et al.*, 1994; Kitao *et al.*, 2000). Dentro deste contexto, curvas de rendimento quântico efetivo e das taxas de transporte de elétrons em função do aumento da irradiância, foram conduzidas a fim de simular o surgimento de uma clareira para as plantas crescendo nas diferentes condições de luminosidade. Contudo é preciso ter em mente que em tais medidas, a fotossíntese não alcança o estado estacionário, devido ao tempo muito curto de exposição a cada nível de luz. Mas, elas permitem com a devida cautela, rápidas medidas comparativas entre diferentes tratamentos (Rascher *et al.*, 2000). Os resultados obtidos a partir destas curvas mostraram desempenho fotossintético reduzido nas plantas crescendo em 10 e 1,5% da DFF, evidenciado pela queda mais acentuada do $\Delta F/F_m'$ e baixa taxa de transporte de elétrons (Lemos-Filho, 2000). Resultados semelhantes foram obtidos por Kitao *et al.* (2000) entre espécies arbóreas de clima temperado pertencentes a diferentes estados sucessionais. Maior sensibilidade das plantas sombreadas à fotoinibição podem ser atribuídas em parte à baixa capacidade de fixação do CO₂, baixa taxa de saturação lumínica e de transporte de elétrons e também a um fraco sistema protetor, evidenciado pela menor razão de carotenóides/clorofila total (Demmig-Adams & Adams, 1992b; Araus & Hogan, 1994; Kitao *et al.*, 2000; Öquist *et al.*, 2000). Portanto, exposição à irradiância actínica e a feixes

saturantes de luz afetaram o desempenho fotossintético das folhas das lianas com diferentes histórias de vida (White & Critchley, 1999). Porém, se a aclimação das lianas sob sombreamento à alta densidade de fluxo de fótons depende de mudanças na fisiologia das folhas crescidas na sombra ou da produção de novas folhas, ainda é objeto de estudo.

Diferenças no regime de luz não afetam apenas o crescimento e a capacidade fotossintética, mas também podem ocasionar mudanças na morfologia foliar e no conteúdo de pigmentos. Dentre estas características, as alterações na razão da clorofila *a/b* podem ser consideradas como um clássico exemplo de aclimação à baixa densidade luminosa (Chow *et al.*, 1991; Osborne *et al.*, 1994). Tipicamente, a razão de clorofila *a/b* decresce e a quantidade de clorofila associada aos coletores de luz aumenta em resposta a reduções na irradiância (Anderson *et al.*, 1988). Em baixa irradiância, modificações na ultra-estrutura do cloroplasto são observadas, aumentos na razão do comprimento dos tilacóides prensados e não prensados são consistentes com as mudanças na razão da clorofila *a/b*, devido à composição relativa dos diferentes pigmentos que constituem os dois tipos de membranas (Anderson *et al.*, 1988). De fato, muitas espécies submetidas à baixa irradiância apresentam decréscimos na razão da clorofila *a/b* (Lee, 1988; Cao, 2000; Evans & Poorter, 2001). Uma proporção relativamente maior de clorofila *b* em relação à clorofila *a* é considerada uma estratégia para o aumento da absorção de limitada luz vermelha, tipicamente encontrada no sub-bosque das florestas tropicais (Björkman, 1981). De forma geral, as lianas em estudo exibiram significativamente maior conteúdo de clorofila *a*, *b* e total (por unidade de massa) em condições de 10 e 1,5% da DFF, sugerindo aumento dos complexos pigmento-proteína sob baixa DFF. Maior conteúdo de clorofila é também considerado importante mecanismo de adaptação à sombra, uma vez que ampliam a capacidade de coleta de luz em um ambientes limitados por este fator (Lei *et al.*, 1996). Porém, tais aumentos nas espécies em estudo, não ocasionaram reduções da razão da clorofila *a/b*, mostrando que, embora esta resposta seja comum para uma grande número de espécies, ela não é universal (Murchie & Horton, 1997). Similarmente, *Tradescantia albiflora* (Chow *et al.*, 1991) e *Mycelis muralis* (Osborne *et al.*, 1994), ambas herbáceas e tolerantes ao

sombreamento, apresentaram valores constantes da razão clorofila a/b, apontando para uma estrutura similar das membranas dos tilacóides nas diferentes condições de luminosidade. Tais resultados indicam uma inabilidade das espécies aclimatarem todos os componentes do aparelho fotossintético à DFF, fato este que não exclui o potencial para colonização em diferentes ambientes, visto que, outras características como assimilação de carbono, taxas de respiração e estrutura da folha podem ser mais importantes que a concentração dos pigmentos em si (Osborne *et al.*, 1994; Evans & Poorter, 2001).

Deste modo, a estrutura da folha avaliada através da AFE e amplamente usada por diversos autores, reflete adaptações tanto à alta quanto à baixa luminosidade. Apesar da não alteração da razão de clorofila a/b, ambas as espécies em estudo mostraram aumentos na AFE em baixa irradiância, sendo este aumento mais acentuado em *Gouania*. Aumentos na AFE têm sido correlacionados positivamente à baixa densidade de fluxo de fótons (Lee *et al.*, 2000; Evans & Poorter, 2001; Souza & Válio, 2003b). Maior AFE pode refletir a ocorrência de folhas mais finas sendo uma resposta comum entre espécies arbóreas de diferentes grupos sucessionais ao sombreamento natural, embora mais evidente nas espécies iniciais (Souza & Válio, 2003b). Diferenças na AFE são parcialmente atribuídas a diferenças no tamanho e na forma das células do mesófilo, bem como na espessura da parede celular e no conteúdo de assimilados (Björkman, 1981; Araus & Hogan 1994). A forma da folha pode estar relacionada às suas propriedades espectrais, portanto dependendo das condições de crescimento estas propriedades podem ser alteradas. Por exemplo, folhas mais finas podem aumentar a quantidade de luz transmitida, enquanto que folhas mais espessas podem refletir mais (Tanner & Eller, 1986; Osborne & Raven, 1986).

Canavalia e *Gouania* mostraram ajustes na morfologia foliar. Mudanças na espessura, induzidas pelo sombreamento acarretaram em alterações das suas propriedades ópticas. Em *Canavalia*, as folhas apresentaram significativamente maior absorbância na região fotossinteticamente ativa (400-700 nm) sob condições de 1,5% da DFF. Tal aumento foi alcançado através de reduções na transmitância, bem como na reflectância. Padrão semelhante

foi obtido em *Hymenaea courbaril*, uma espécie arbórea considerada tolerante ao sombreamento (Souza & Válio, 2003b). Como discutido pelos autores, o aumento na absorbância foi ao menos em parte, devido ao maior conteúdo de clorofila e não à redução da espessura foliar. Provavelmente este foi o caso de *Canavalia*, uma vez que esta apresentou comparativamente maior conteúdo de clorofila em condições de sombreamento e foi menos sensível a modificações na AFE. Desta forma, o menor aumento da sua AFE foi compensado pelo conteúdo de clorofila, o que resultou em significativo aumento da absorção e reduzida reflectância e transmitância sob condições de 1,5% da DFF. Além disto, um aumento na absorbância sob 1,5% da DFF em comprimentos de onda um pouco além de 700 nm foi também registrado. Considerando que o ambiente do sub-bosque é enriquecido na faixa de luz do vermelho-longo, uma maior absorção de luz nesta região pode ser considerada de grande valor para o ganho de carbono neste ambiente, uma vez que plantas tolerantes ao sombreamento podem usar esta faixa de irradiância para a fotossíntese (Lee & Graham, 1986). Também, outras alterações na estrutura da folha devem ser levadas em consideração. Sob sombreamento, uma menor razão do parênquima paliçádico/parênquima esponjoso com células arranjadas de forma irregular na sua face abaxial aumentam os espaços intercelulares (Björkman, 1981; Lee *et al.*, 1990). Um maior espaço intercelular é considerado crucial para espécies que ocupam ambientes limitados pela luz, pois isto aumentaria os índices de reflexão e refração da luz, espalhando-a aleatoriamente no interior do mesofilo e portanto ampliando as chances efetivas da sua absorção (Lee *et al.*, 1990; Vogelmann, 1993; DeLucia *et al.*, 1996). Quando folhas de sombra e sol foram submetidas à infiltração com óleo, a absorção foi significativamente reduzida na primeira, comprovando então a contribuição do arranjo das células do parênquima esponjoso nas propriedades ópticas foliares (DeLucia *et al.*, 1996).

Mudanças nas propriedades espectrais induzidas pelo sombreamento foram em geral pouco evidenciadas em *Gouania*. Esta espécie foi capaz de ajustar o seu conteúdo de clorofila ao sombreamento, mas o maior conteúdo de clorofila neste caso, não foi o suficiente para proporcionar aumentos significativos da absorbância. A única alteração evidente à primeira

vista, foi uma diminuição significativa da reflectância em 1,5% da DFF, o que também foi observado em espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento por Souza & Válio (2003b). Apesar da similaridade nos valores da absorbância em folhas sob alta e baixa DFF, *Gouania* mostrou-se mais eficiente em absorver a radiação fotossinteticamente ativa, como demonstrado pelo aumento da razão da absorbância por unidade de massa foliar se comparada à *Canavalia*. Assim em *Gouania*, os ajustes nas propriedades espectrais induzidos pelas mudanças na densidade de fluxo de fótons, ocorreram pela construção de folhas mais finas, as quais são menos custosas para produzir (Lee & Graham, 1986). Tal aumento na eficiência da absorção pode ser vantajoso para espécies que ocupam o sub-bosque das florestas tropicais, onde normalmente as taxas de fixação do CO₂ são baixas e o uso da biomassa pode ser considerado crucial (Poorter *et al.*, 1995). Em um estudo com doze espécies heliófitas e treze espécies tolerantes à sombra, Lee & Graham (1986) não verificaram alterações nas propriedades espectrais entre as espécies de sol e sombra, mas as últimas foram mais eficientes que as espécies de sol, devido às suas diferenças anatômicas e estruturais.

Enquanto os aumentos efetivos na absorbância e/ou na sua eficiência são compreendidos como primordiais em ambientes limitados pela luz, sob radiação plena uma situação oposta com redução da absorbância parece ser mais efetiva. Os valores de absorbância para as lianas do presente estudo, próximos a 80% em condições de mais alta luminosidade estão um pouco abaixo dos valores registrados para espécies arbóreas e lianas de florestas úmidas (Lee & Graham, 1986; Poorter, 1995; Avalos *et al.*, 1999) e mais próximos dos de plantas de ambientes áridos, as quais agregam valores próximos a 85% (Ehleringer, 1981). Se a absorbância tende a reduzir com o decréscimo da umidade em um dado habitat, é possível que os altos valores da absorbância nas folhas do dossel das espécies de florestas úmidas, auxiliem-as a arcar com os decréscimos dos níveis de luz que ocorrem durante a estação chuvosa (Avalos *et al.*, 1999). De forma oposta, nas florestas sazonais como a encontrada na região de Campinas, com uma estação seca bem definida, um reduzido valor da absorbância poderia ser benéfico às lianas que ocupam ambientes marginais como bordas de mata, onde

estão sujeitas a períodos de escassez de água, alta densidade luminosa e maiores déficit de pressão de vapor d'água.

Diminuições na absorbância podem ser causadas por modificações na epiderme. Estruturas como densa camada cuticular ou uma epiderme pubescente são freqüentemente associadas aos aumentos da reflectância (Johnson, 1975; Ehleringer, 1981) a qual tem sido relacionada a diminuições na temperatura foliar. Nas espécies em estudo, o aumento na reflectância em condições de radiação plena provavelmente foi causado pela presença de uma densa camada de dobras cuticulares como observado nas folhas de *Canavalia*, bem como pela alta densidade de tricomas que adornam a superfície foliar em *Gouania*. As alterações nas propriedades ópticas como encontrada em *Canavalia*, podem ser um indicativo de uma mudança no arranjo das células do mesófilo. Em condições de 100 e 40% da DFF as folhas mais espessas podem apresentar múltiplas camadas de parênquima paliçádico abaixo da epiderme adaxial, seguido por uma menor camada de fino parênquima esponjoso (Björkman, 1981). Maior camada de parênquima paliçádico por sua vez pode aumentar o efeito “peneira”, onde parte da luz pode não ser absorvida devido ao arranjo irregular da clorofila no interior dos cloroplastos (Taiz & Zieger, 1998; Lee *et al.*, 2000). De fato, em *Canavalia*, os aumentos na reflectância ocasionaram decréscimos na absorbância, quando comparados às folhas sob 1,5% , ao passo que em *Gouania* o mesmo não ocorreu. Nesta espécie os aumentos da reflectância nas condições de mais alta intensidade de luz não foram suficientes para reduzir a absorção, se os demais tratamentos forem comparados aos de 1,5% da DFF. Contudo, em condições de radiação plena e em 40% da DFF as folhas de *Gouania* ficaram orientadas paralelamente em relação à luz solar, reduzindo a radiação incidente sobre a folha em aproximadamente 50% (dados não mostrados). Modificações na orientação foliar como documentada em *Vitis californica*, reduziu a carga da radiação próximo ao meio dia mantendo a função fotossintética nesta espécie (Gamon & Pearcy, 1989). Então em *Gouania*, as características que poderiam torná-la mais susceptível à fotoinibição sob radiação plena, como reduzida razão da clorofila a/b (Araus & Hogan 1994) e pouca alteração da absorbância,

podem ter sido compensadas pela pubescência, aumento da espessura e mudanças na orientação foliar.

Finalmente, ambas as espécies mostraram ajustes das suas propriedades espectrais induzidas pelo sombreamento. Maior plasticidade foliar relacionada ao conteúdo de clorofila e às propriedades espectrais tem sido encontrada em espécies arbóreas tolerantes ao sombreamento (St-Jacques *et al.*, 1991; Poorter *et al.*, 1995; Lee *et al.*, 2000; Souza & Válio, 2003b). Portanto, o fato das lianas ocuparem ambientes que são intrinsecamente característicos de espécies arbóreas pioneiras não implica que suas repostas fisiológicas serão similares a este grupo de plantas. Lianas parecem dividir atributos fisiológicos que são inerentes de espécies heliófitas e tolerantes ao sombreamento. Luz e água foram fatores que limitaram a atividade fotossintética das lianas em estudo. Um período maior de exposição à alta irradiância, pode restringir em parte o ganho de carbono refletindo prioridades em torno de conservação da água, enquanto que condições de denso sombreamento ocasionaram marcada redução na assimilação e condutância estomática. Importante salientar também que, ambas as espécies apresentaram taxas fotossintéticas relativamente altas em condições de 40 e 10% da DFF, mostrando que são capazes de se ajustarem fisiologicamente a ambientes heterogêneos de luz. Tal ajuste deve ser de fundamental importância para plantas como as lianas, que experimentam na história de suas vidas, pronunciadas diferenças de energia para a fotossíntese.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O sombreamento mostrou efeitos diferenciados nas espécies em estudo. Embora ambas as espécies tenham sido mais afetadas pela intensidade da radiação, a alteração da razão V/VE, influenciou o desenvolvimento das plantas em algumas características. A redução da quantidade da luz somada à redução da qualidade afetou o crescimento e a morfologia das plantas em diferentes maneiras. Ainda que o aumento em extensão do caule e do entrenó (típicas respostas mediadas pelo fitocromo) não tenham sido registrados em *Canavalia*, esta espécie mostrou-se sensível, exibindo um padrão de espécie heliófita, quando submetida ao sombreamento com alterações na razão V/VE. Este conjunto de respostas incluíram redução da área foliar, do número de folhas, bem como aumento do comprimento do pecíolo, quando comparadas às plantas submetidas ao sombreamento neutro. Também, a redução de fluxo de fótons em 10 e 1,8% proporcionaram aumentos da AFE e RAF, mas quando as plantas foram mantidas em sombreamento com redução da luz vermelha, houve um efeito inibitório sobre estes parâmetros. A alocação de fotossintatos foi alterada: aumentos da RMC e reduções da RMF foram evidenciados em sombreamento com baixa razão V/VE. Como consequência da modificação no particionamento de fotoassimilados, as TCR foram inicialmente maiores em sombreamento com reduzida razão V/VE.

Gouania por outro lado, apresentou aumento significativo da altura, a qual foi acompanhada pelo aumento do comprimento do entrenó sob sombreamento com alteração da razão V/VE. Também a área foliar foi significativamente aumentada nestas condições. Em *Gouania*, o padrão de direcionamento de fotossintatos para os diferentes órgãos foi pouco afetado pela alteração da qualidade espectral. Considerando as condições de sombreamento controlado, não foi encontrada uma intensidade mínima de DFF que não ocasionasse alterações devidas às mudanças na qualidade espectral. *Canavalia* foi capaz de exibir

modificações em ambas as DFF, ao passo que em *Gouania*, ao contrário das expectativas, as respostas foram mais evidentes em 1,8% da DFF.

Respostas morfológicas mediadas pelo fitocromo, como aumento em extensão do caule, do entrenó e pecíolo não foram detectadas em sombreamento natural nos diferentes tipos de sub-bosque. Mesmo exibindo tais modificações em 1,8% da DFF sob condições controladas, a ausência de repostas em condições naturais mostrou que, o sombreamento foi mais severo e pode ter limitado a disponibilidade de fotossimilados necessários para ocasionar respostas mediadas pelo fitocromo. De forma geral, *Canavalia* respondeu ao sombreamento natural com aumentos na AFE, na RAF e na RMF. Este conjunto de respostas reflete prioridades em torno da fotossíntese contribuindo para a manutenção de um positivo balanço de carbono. *Gouania* mostrou decréscimos na RMF e com tendências para aumentos da RMC e manutenção da RMR. As distintas respostas na AFE e RAF entre os dois ambientes de sub-bosque, com aumentos destes parâmetros no sub-bosque mais pesadamente sombreado, apontam para os efeitos diferenciados que pequenas alterações no regime de luz exercem sobre o crescimento de *Gouania*.

Em ambas as espécies, as mais altas TCR foram determinadas pelo seu componente fisiológico a TAL. Em mais baixa densidade de fluxo de fótons, o crescimento de *Canavalia* foi alcançado através de ajustes morfológicos como aumento da RAF, AFE e RMF. Em *Gouania* não foi encontrada uma relação entre TCR e RAF, bem como entre TCR e AFE, indicando que outros componentes não relacionados à morfologia foliar devem estar determinando as TCR.

A importância de cotilédones e folhas primárias sobre o crescimento inicial e sobre a tolerância a uma possível predação nas espécies em estudo foi evidenciada pelos experimentos de remoção. *Canavalia* exibiu crescimento compensatório quando apenas uma folha jovem foi removida, tanto em casa de vegetação, quanto em 14% da DFF, mostrando que esta espécie é capaz de arcar com eventos destrutivos mesmo em condições de DFF relativamente baixas.

Em contrapartida, a perda de cotilédones implicará em maiores danos que a remoção de folhas jovens, pois a remoção de apenas um cotilédone resultou em maiores decréscimos das taxas de crescimento tanto em casa de vegetação quanto em 14% da DFF. Caso a predação seja mais severa, com perda de dois cotilédones ou duas folhas jovens o crescimento será severamente afetado, no entanto, o impacto negativo será maior quando os dois cotilédones forem removidos. O estabelecimento inicial em *Canavalia* é dependente das reservas cotiledonares e da atividade fotossintética dos eófilos. *Canavalia* apresenta uma semente grande com reservas que são fundamentais para a sobrevivência inicial em baixa DFF, uma vez que plantas com cotilédones cobertos não tiveram seu crescimento afetado em relação às plantas intactas. Todavia, quando folhas jovens e adultas foram cobertas, uma redução de 50% no crescimento foi observada, mostrando a importância da atividade fotossintética destes órgãos. A remoção total de folhas adultas em condições de sombreamento pesado acarretou em 100% de mortalidade das plantas. Sob 1,6% da DFF, as taxas de crescimento foram negativas, mostrando que *Canavalia* pode tolerar eventos destrutivos desde que, a disponibilidade de energia no ambiente seja suficiente para superar o déficit de carbono.

Em *Gouania* a tolerância à predação parece ser alta, uma vez que as espécies apresentaram 100% de sobrevivência em 40, 14 e 1,6% da DFF, mesmo com remoção total de cotilédones ou folhas primárias. Também a perda destes tecidos não afetou as taxas de crescimento e o padrão de alocação de fotossintatos, mesmo em condições de 1,6 % da DFF. É provável que, o crescimento inicial lento ao lado de uma alta R/PA no momento em que os cotilédones ou folhas primárias foram removidos, tenham proporcionado fonte de carbono para suportar o crescimento.

Lianas apresentam maior abundância em locais de alta densidade luminosa, como bordas de mata e clareiras. Contudo, no presente trabalho ficou evidenciado que, luz em excesso e altas temperaturas podem limitar em parte o ganho de carbono. Ambas as espécies apresentaram as mais altas taxas fotossintéticas no início da manhã, quando a densidade de

fluxo de fótons ainda não havia atingido o seu valor máximo do dia. Depois disso, uma queda nos valores de assimilação próximo ao meio-dia foi detectada, devido ao fechamento dos estômatos. Uma vez que, as taxas de transpiração acompanharam as quedas na assimilação e na condutância estomática, a perda de água foi prevenida nas espécies em estudo. Também, as espécies mostraram-se capazes de recuperar as taxas de assimilação no período vespertino. Tal coordenação entre taxas de assimilação, condutância estomática e transpiração refletiu na eficiência do uso da água. Embora os valores de $A_{\text{máx}}$ obtidos no presente estudo sejam menores do que já verificado em espécies de início de sucessão, *Canavalia* exibiu uma alta eficiência do uso da água refletindo um padrão de conservação de água, preferencialmente ao ganho de carbono em si. Em *Gouania* uma maior eficiência foi observada em condições de 1,5% da DFF.

Ambas as espécies ajustaram-se fisiologicamente aos diferentes níveis de luz impostos. *Canavalia* apresentou decréscimos nos valores de $A_{\text{máx}}$, $E_{\text{máx}}$ e $g_{\text{s máx}}$ em paralelo à redução de fluxo de fótons. *Gouania* mostrou altas taxas fotossintéticas mesmo em 10% da DFF. As taxas de transpiração e condutância foram reduzidas apenas em 10 e 1,5% da DFF. Quando as curvas de assimilação em função do aumento da irradiância são analisadas, observou-se que as espécies exibiram as mais altas taxas fotossintéticas em radiação plena e as mais baixas taxas em 1,5%.

Em condições de radiação plena, as espécies apresentaram saturação lumínica da fotossíntese em aproximadamente $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto que sob 1,5% as taxas de saturação lumínica foram mais baixas. Nesta condição, *Canavalia* apresentou ponto de saturação lumínico em torno de $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto *Gouania* exibiu pontos mais baixos em torno de $125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Também o ponto de compensação de luz foi diferenciado: *Canavalia* exibiu pontos de compensação mais baixos em alta luz e mais alto em 1,5%, enquanto *Gouania* apresentou um padrão reverso, com ponto de compensação de luz mais alto em radiação plena e mais baixo em 1,5%.

Ambas as espécies exibiram marcada redução do rendimento quântico efetivo no horário do pico da irradiância, em condições de mais alta densidade luminosa a qual foi acompanhada pelos aumentos da extinção não fotoquímica (NPQ). Este conjunto de resultados indica que as plantas foram capazes de se ajustar às condições prevalentes. Quando as plantas sombreadas foram submetidas a breves exposições à alta irradiância, elas exibiram um desempenho fotossintético reduzido, evidenciado pela queda mais acentuada do $\Delta F/F_m'$ e a baixa taxa de transporte de elétrons em relação às plantas mantidas em 40 e 100% da DFF.

A manutenção das plantas em diferentes níveis de luz acarretou em alterações das propriedades espectrais das folhas. Em *Canavalia*, o sombreamento de 1,5% da DFF resultou em aumento significativo da absorbância com decréscimos na transmitância e reflectância. Em *Gouania* a única alteração evidenciada foi uma redução da reflectância em 1,5% da DFF. Contudo, ambas as espécies foram mais eficientes em absorver luz em condições de 10 e 1,5% da DFF. Apesar de *Gouania* não exibir alterações das suas propriedades espectrais em condições de sombreamento, esta espécie foi superior na eficiência da absorbância em relação à *Canavalia*. O aumento da eficiência da absorção nas espécies em estudo sob condições sombreadas, ocorreu em função dos aumentos na AFE em 10 e 1,5% da DFF.

Maior conteúdo de clorofila a, b e total foi observado nas plantas crescendo em condições de 10 e 1,5% da DFF, quando comparadas às plantas mantidas em radiação plena, mostrando aumentos do conteúdo de pigmentos em resposta ao sombreamento. Porém, a razão da clorofila a/b não foi alterada em função da irradiância. As plantas mantidas em radiação plena exibiram um maior conteúdo de carotenóides totais por conteúdo de clorofila, evidenciando o papel protetor deste grupo de pigmentos contra o excesso de radiação.

Por último, as espécies aqui estudadas mostraram-se capazes de pelo menos crescer no início de suas vidas em baixa densidade de fluxo de fótons. Os ajustes ao sombreamento com alteração da qualidade espectral em *Canavalia* foram alcançados por meio de reduzida RMF e aumentos da RMC, enquanto que em *Gouania* não foram detectadas alterações no padrão de

distribuição de fotoassimilados. Nesta espécie o sombreamento com alteração da qualidade espectral proporcionou plantas com maiores alturas e maiores entrenós. Sob sombreamento natural, *Canavalia* realizou ajustes morfológicos com prioridades em torno da interceptação de luz (maior AFE, RMF e RAF). Em *Gouania* os ajustes de crescimento à baixa densidade de fluxo de fótons ocorreram em função da defesa (aumentos da RMC e RMR). Este padrão de crescimento refletiu quando a remoção de cotilédones e folhas primárias foi feita. Nesta espécie, adaptação fisiológica com maior taxa fotossintética e baixo ponto de compensação de luz foi mais importante que o crescimento para arcar com baixa disponibilidade de luz. *Gouania* mostrou poucas alterações no crescimento ocasionadas por perda de tecido, enquanto *Canavalia* foi mais susceptível. Apesar das maiores taxas fotossintéticas tenham ocorrido em radiação plena quando comparadas às plantas mantidas em 1,5%, fatores como alta DFF e alta temperatura limitaram em parte o ganho de carbono, enquanto que densidades de fluxo de fótons muito baixas proporcionaram decréscimos nas taxas de assimilação. A proteção contra o excesso da radiação foi alcançada através dos aumentos do NPQ e proporcionalmente maior conteúdo de carotenóides. *Canavalia* e *Gouania* apresentam uma distribuição similar na floresta. No entanto, os padrões de crescimento, da atividade fotossintética, da eficiência do uso da água, poderão influenciar na exploração de ambientes heterogêneos de luz bem como na exploração de distintos micro-sítios dentro da floresta.

Embora os dados sejam provenientes de observações em condições controladas e portanto não traduzem o ambiente dinâmico e complexo da floresta, o conjunto de resultados aqui apresentados nos permite inferir algumas considerações acerca dos prováveis sítios de exploração das lianas em seu ambiente natural. Primeiro, ambas as espécies são encontradas na borda da mata, onde a radiação incidente pode ultrapassar valores de $1.500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nestas condições, as características de relativamente alta taxa de crescimento, uma alta alocação ao tecido fotossintético ou seja uma alta RMF, marcado controle estomático permitindo uma redução da perda de água em horários de maior demanda evaporativa,

coordenado uso da luz entre os processos fotoquímicos e de extinção do excesso potencialmente danoso e aumento da espessura foliar, promoverão o crescimento e proteção contra o excesso de radiação. Outras características como aumentos na reflectância, acarretando uma diminuição de luz absorvida foi verificada em *Canavalia*. Em *Gouania* tal redução na absorção não foi detectada, mas uma mudança na orientação das folhas reduziu a carga da radiação incidente sobre as mesmas. Este conjunto de respostas morfo-fisiológicas pode explicar a ocorrência das espécies nestes ambientes marginais.

Lianas experimentam diferentes regimes de luz. Em clareias pequenas ou médias onde a DFF pode variar na faixa de 100 a 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, as espécies provavelmente irão crescer bem. Particularmente *Gouania*, pode apresentar taxas fotossintéticas similares às plantas crescidas em mais alta luminosidade, enquanto que *Canavalia* pode exibir decréscimos das taxas fotossintéticas, mas os ajustes morfológicos como aumentos da RAF, AFE e RMF poderão favorecer o crescimento nestas condições.

Um outro quadro se forma quando a exploração de sítios mais sombreados são levados em consideração. *Canavalia* mostrou-se tolerante à sombra, uma vez que suas plântulas são oriundas de sementes grandes, de reserva, as quais podem fornecer recursos extras em ambientes limitados pela luz. Esta planta apresenta caule volúvel e chega a atingir alturas no sub-bosque acima de 100 cm. Um aumento no comprimento do caule pode ampliar as chances efetivas desta espécie alcançar luz. Além disso, uma alta alocação ao tecido fotossintético e aumentos da absorção de luz pode favorecê-la em ambientes onde este fator torna-se limitante. Contudo, a tolerância ao sombreamento em *Canavalia* pode ser breve. Um maior crescimento pode ocasionar aumentos da suas taxas de respiração, resultando em perda de carbono. Deste modo, uma sobrevivência a longo prazo em ambiente de sub-bosque pode ser prejudicada. Neste caso, a tolerância ao sombreamento ainda que, efêmera em *Canavalia*, pode ser alcançada por ajustes morfológicos.

Gouania por sua vez, quando crescida em ambiente de sub-bosque, mostra-se como uma "plântula de espécie arbórea". Apresenta crescimento lento em altura mas, mostra um sistema radicular desenvolvido. Tais características favorecem a defesa. Além disto, o baixo ponto de compensação lumínico e relativamente alta taxa fotossintética pode favorecê-la no ganho de carbono. Características da morfologia foliar como aumento efetivo da eficiência da absorção contribuem para esta aquisição de carbono. Assim, a presença de uma semente diminuta não leva à intolerância ao sombreamento. A maneira como esta espécie utiliza suas reservas pode ser mais importante. Este conjunto de respostas pode explicar sua ocorrência também, em ambientes mais sombreados. Em suma, *Gouania* além de explorar ambientes de mais alta densidade luminosa, pode adicionalmente explorar melhor, os locais mais sombreados com DFF de 10 a 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, típicos de uma Floresta Estacional como a Reserva de Santa Genebra (Gandolfi, 2000).

Importante salientar, luz não ocorre isoladamente na natureza. Desta maneira, fatores adicionais, como disponibilidade de suporte, certamente irão influenciar na distribuição das lianas no campo.

6. LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. 1996. Canopy structure and dynamics: Integration of growth processes in tropical pioneer trees. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*, (S. S. Mulkey; R. L. Chazdon and A. P. Smith eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 619-658.
- Anderson, J. M.; Chow W. S. & Goodchild, D. J. 1988. Thylakoid membrane organisation in sun/shade acclimation. **Australian Journal Plant Physiology** 15: 11-26.
- Aphalo, P. J. & Ballaré, C. L. 1995. On the importance of information –acquiring systems in plant-plant interactions. **Functional Ecology** 9: 5-14.
- Araus, J. L. & Hogan, K. P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. **American Journal of Botany** 81: 726-738.
- Armstrong, D. P. & Westoby, M. 1993. Seedlings from large seeds tolerate defoliation better: a test using phylogenetically independent contrasts. **Ecology** 74: 1092-1100.
- Arnon, D. I. 1949. Cooper enzyme in isolated chloroplast polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology** 24: 1-15.
- Ashton, P. M. S. & Berlyn, G. P. 1992. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist** 121: 587-596.
- Augspurger, C. K. 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. **Journal Ecology** 72: 777-795.
- Augspurger, C. K., 1984b. Seedling of tropical tree species: Interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. **Ecology** 65: 1705-1712.
- Avalos, G. & Mulkey, S. S. 1999. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest. **Oecologia** 129: 475-484.
- Avalos, G.; Mulkey, S. S.; Kitajima, K. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of tropical dry forest. **Biotropica** 31: 517-520.

- Aylett, G. P. 1985. Irradiance interception, leaf conductance, and photosynthesis in Jamaican upper montane rainforest trees. **Photosynthetica** 19: 323-337.
- Baars, R. & Kelly, D., 1996. Survival and growth responses of native and introduced vines in New Zealand to light availability. **New Zealand Journal of Botany** 34: 386-400.
- Ballaré, C. L.; Sánchez, R. A.; Scopel, A. L.; Casal, J. J. & Ghera, C. M. 1987. Early detection of neighbour plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. **Plant, Cell and Environment** 10: 551-557.
- Ballaré, C. L.; Sánchez, R. A.; Scopel, A. L. & Ghera, C. M. 1988. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. Their relationships with canopy microclimate. **Oecologia** 76: 288-293.
- Ballaré, C. L.; Scopel, A. L. & Sánchez, R. A., 1991. On the opportunity cost of photosynthate invested in stem elongation reactions mediated by phytochrome. **Oecologia** 86: 561-567.
- Baker, H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. **Ecology** 53: 997-1010.
- Barthlott, W.; Neinhuis, C.; Cutler, D.; Ditsch, F.; Meusel, I.; Theisen, I. & Wilhelm, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. **Botanical Journal of the Linnean Society** 126: 237-260.
- Bartlett, G. A. & Remphrey, W. R. 1998. The effect of reduced quantities of photosynthetically active radiation on *Fraxinus pennsylvanica* growth and architecture. **Canadian Journal of Botany** 76: 1359-1365.
- Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. **Annual Review Ecology and Systematics** 10: 351-371.
- Bazzaz, F. A. & Carlson, R. W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. **Oecologia** 54: 313-316.
- Bazzaz, F. A. & Pickett, S. T. A. 1980. Physiological Ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review Ecology and Systematics** 11: 287-310.

- Bell, D. J.; Forseth, N. I.; Teramura, A. H. 1988. Field water relations of three temperate vines. **Oecologia** 74: 537-545.
- Bilger, W.; Schreiber, U. & Bock, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia** 102: 425-432.
- Björkman, O. 1981. Responses to different quantum flux densities. *In: Physiological Plant Ecology I Encyclopedia of Plant Physiology*, (O.L. Lange; C. B. Osmond and H. Ziegler, eds.), N.S., 12A. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 57-107.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). **American Journal of Botany** 85: 79-87.
- Buisson, D. & Lee, D. W. 1993. The developmental responses of papaya leaves to simulated canopy shade. **American Journal of Botany** 80: 947-952.
- Caballé, G., 1993. Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. **Botanical Journal of the Linnean Society** 113: 41-60.
- Caldas, L. S.; Bravo, C.; Piccolo, H. & Faria, C.R.S.M. 1992. Measurement of leaf area with a hand-scanner linked to a microcomputer. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal** 4: 17-20.
- Campbell, E. J. F. & Newbery, D. M. 1993. Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia. **Journal of Tropical Ecology** 9: 469-490.
- Cao, K-F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany** 78: 1245-1253.
- Carter, G.A. & Teramura, A. H. 1988. Vine photosynthesis and relationships to climbing mechanics in a forest understory. **American Journal of Botany** 75: 1011-1018.

- Carter, G.A.; Teramura, A. H. & Forseth, I. N. 1989. Photosynthesis in an open field for exotic versus native vines of the southeastern United States. **Canadian Journal of Botany** **67**: 443-446.
- Casal, J. J. & Smith, H. 1989. The function, action and adaptative significance of phytochrome in light-grown plants. **Plant, Cell and Environment** **12**: 855-862.
- Castellanos, A. E., 1991. Photosynthesis and gas exchange of vines. *In: The Biology of Vines*, (F.E. Putz & H.A. Mooney, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp 181-204.
- Castellanos, A. E.; Mooney, H.A.; Bullock, S.H.; Jones, C.; Robichaux, R., 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. **Biotropica** **21**: 41-49.
- Castro-Díez, P.; Puyravaud, J. P. & Cornelissen, J. H. C. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. **Oecologia** **124**: 476-486.
- Castro, Y.; Fetcher, N. & Fernández D. S. 1995. Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. **Physiologia Plantarum** **94**: 560-565.
- Chaves, M. M.; Harley, P. C.; Tenhunen, J. D. & Lange, O. L. 1987. Gas exchange studies in two Portuguese grapevines cultivars. **Physiologia Plantarum** **70**: 639-647.
- Chazdon, R. L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. **Advances in Ecological Research** **18**: 1-63.
- Chazdon, R. L. 1992. Photosynthetic plasticity of two rain forest shrubs across natural gap transects. **Oecologia** **92**: 586-595.
- Chazdon, R. L. & Pearcy, R. W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. **BioScience** **41**: 760- 766.

- Chazdon, R. L.; Pearcy, R.W.; Lee, D.W. & Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology* (S. S. Mulkey; R. L. Chazdon and A. P. Smith eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 5-55.
- Chiarello, N. R.; Field, C. B. & Mooney H. A. 1987. Midday wilting in a tropical pioneer tree. **Functional Ecology** **1**: 3-11.
- Chow, W. S; Adamson, H.Y. & Anderson J. M., 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: Lack of adjustment of light-harvesting components and its consequences. **Physiologia Plantarum** **81**: 175-182.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs** **53**: 209-233.
- Coley, P. D. & Kursar, T. A. 1996. Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and Ecological trade-offs. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*, (S. S. Mulkey; R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall New York, pp. 305-336.
- Collins, B. S. & Wein, G.R., 1993. Understory vines: Distribution and relation to environment on a southern mixed hardwood site. **Bulletin of Torrey Botanical Club** **120**: 38-44.
- Collins, B. & Wein, G. 2000. Stem elongation response to neighbour shade in sprawling and upright *Polygonum* species. **Annals of Botany** **86**: 739-744.
- Cornelissen, J. H. C.; Castro-Diez, P. & Hunt, R., 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. **Journal Ecology** **84**: 755-765.
- Corré, W.J. 1983. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. I: The influence of light intensity. **Acta Botanica Neerlandica** **32**: 49-62.
- Dale, M. P. & Causton, D. R. 1992. The ecophysiology of *Veronica chamaedrys*, *V. montana* and *V. officinalis*. I. Light quality and light quantity. **Journal of Ecology** **80**: 483-492.

- Dangerfield, J. M. & Modukanele, B. 1996. Overcompensation by *Acacia erubescens* in response to simulated browsing. **Journal of Tropical Ecology** 12: 905-908.
- DeLucia, E. H.; Nelson, K.; Vogelmann, T. C. & Smith, W. K. 1996. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell and Environment** 19: 159-170.
- DeLucia, E. H.; Sipe, T. W.; Herrick, J. & Maherali, H. 1998. Sapling biomass allocation and growth in the understory of a deciduous hardwood forest. **American Journal of Botany** 85: 955-963.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W. W. 1992a. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology Plant Molecular Biology** 43: 599-626.
- Demmig-Adams, B.; Adams W. W. 1992b. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms. **Plant, Cell and Environment** 15: 411-419.
- Demmig-Adams, B.; Adams W. W.; Logan, B. A. & Verhoeven, A. S. 1995. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. **Australian Journal Plant Physiology** 22: 249-260.
- Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annual Review Ecology and Systematics** 18: 431-451.
- Denslow, J. S.; Schultz, J. C.; Vitousek, P. M. & Strain, B. R. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. **Ecology** 71: 165-179.
- DeWalt, S. J.; Schnitzer, S. A. & Denslow, J. S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. **Journal of Tropical Ecology** 16: 1-19.
- Dubbelden, Den K. C. & Oosterbeek, B. 1995. The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. **Functional Ecology** 9: 628-634.

- Dubbelden, Den K. C. & Verburg, R. W. 1996. Inherent allocation patterns and potential growth rates of herbaceous climbing plants. **Plant and Soil** **184**: 341-347.
- Ehleringer, J. 1981. Leaf absorptances of mohave and sonoran desert plants. **Oecologia** **49**: 366-370.
- Ellis A. R.; Hubbel, S. P. & Potvin, C. 1999. In situ measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. **Canadian Journal of Botany** **78**: 1336-1347.
- Ellison, A. M.; Denslow, J. S.; Loiselle, B. A. & Danilo Brenes, M., 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. **Ecology** **74**: 1733-1749.
- Evans, J. R. & Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell and Environment** **24**: 755-767.
- Ewers, W. F.; Fischer, J. B. & Chiu, S. T. 1990. A survey of vessels dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. **Oecologia** **84**: 544-552.
- Ewers, W. F.; Fischer, J. B. & Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines. *In: The Biology of Vines*, (F. E. Putz and H. A. Mooney eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 127-160.
- Ewers, W. F.; Fischer, J. B. 1991. Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). **Oecologia** **88**: 233-237.
- Fay, P. A. & Knapp, A. K. 1993. Photosynthetic and stomatal responses of *Avena sativa* (Poaceae) to a variable light environment. **American Journal of Botany** **80**: 1369-1373.
- Feng, Y. L.; Cao, K. F & Feng, Z. L. 2002. Thermal dissipation, leaf rolling and inactivation of PSII reaction centers in *Amomum villosum*. **Journal of Tropical Ecology** **18**: 865-876.
- Fetcher, N.; Strain, B. R. & Oberbauer, S. F. 1983. Effects of light regime on the growth, leaf morphology, and water relations of seedlings of two species of tropical trees. **Oecologia** **58**: 314-319.

- Fetene, M. & Feleke, Y. 2001. Growth and photosynthesis of seedlings of four tree species from a dry tropical afro-montane forest. **Journal of Tropical Ecology** 17: 269-283.
- Fichtner, K. & Schulze, E. D. 1990. Xylem water flow in tropical vines as measured by steady state heating method. **Oecologia** 82: 355-361.
- Field, C.; Merino, J. & Mooney, H. A. 1983. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. **Oecologia** 60: 384-389.
- Forseth, I. N. & Teramura, A. H. 1987. Field photosynthesis, microclimate and water relations of an exotic temperate liana, *Pueraria lobata*, kudzu. **Oecologia** 71: 262-267.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. **The Botanical Review** 52: 260-299.
- Foster, S. A. & Janson, C. H., 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology** 66: 773-780.
- Franco, A. C.; Haag-Kerwer, A.; Herzog, B.; Grams, T. E. E.; Ball, E.; de Mattos E. A.; Scarano, F. R.; Barreto S., Garcia, M. A.; Mantovani, A.; Lüttge, U. 1996. The effect of light levels on daily patterns of chlorophyll fluorescence and organic acid accumulation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. **Trees** 10: 359-365.
- Franco, A. C. 1998. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. **Plant Ecology** 136: 69-76.
- Franco, A. C.; Herzog, B.; Hübner, C.; de Mattos, E. A.; Scarano, F. R.; Ball, E. & Lüttge, U. 1999. Diurnal changes in chlorophyll a fluorescence, CO₂-exchange and organic acid decarboxylation in the tropical CAM tree *Clusia hilariana*. **Tree Physiology** 19: 635-644.
- Franco, A. C. & Lüttge, U. 2002. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia** 131: 356-365.

- Fredeen, A. L. & Field, C. B. 1996. Ecophysiological constraints on the distribution of *Piper* species. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology* (S. S. Mulkey; R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 597-618.
- French, J. C., 1977. Growth relationships of leaves and internodes in viny angiosperms with different modes of attachment. **American Journal of Botany** **64**: 292-304.
- Gadd, M. E.; Truman, P. Y. & Palmer, T. M. 2001. Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and defense in *Acacia drepanolobium*. **Oikos** **92**: 515-521.
- Gamon, J. A. & Pearcy, R. W. 1989. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. **Oecologia** **79**: 475-481.
- Gandolfi, S. 2000. História natural de uma floresta semidecidual no interior de São Paulo, SP. **Tese de Doutorado**. Instituto de Biologia-UNICAMP.
- Gartner, B. L., 1991a. Relative growth rates of vines and shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversilobum* (Anacardiaceae). **American Journal of Botany** **78**: 1345-1353.
- Gartner, B.L., 1991b. Structural stability and architecture of vines vs. shrubs of poison oak, *Toxicodendron diversilobum*. **Ecology** **72**: 2005-2015.
- Gartner, B. L., Bullock, S. H., Mooney, H. A., Brown, V. & Whitbeck, J. L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. **American Journal of Botany** **77**: 742-749.
- Garwood, N.C., 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. *In: Ecology of Tropical Forest Tree Seedlings* (M. D. Swaine, ed.), Unesco/ Parthenon, Paris/ Carnforth, pp. 59-138.
- Genty, B.; Briantais, J. M.; & Baker N. R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta** **990**: 87-92.

- Gentry, A. H., 1983. Lianas and “paradox” of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production. **Tropical Ecology** 24: 63-67.
- Gentry, A. H., 1991. The distribution and evolution of climbing plants. *In: The Biology of Vines*, (F. E. Putz and H. A. Mooney, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-49.
- Gomes, P. F. 1990. **Curso de Estatística Experimental**. 13^a edição. Livraria Nobel, Piracicaba, SP, 467p.
- Grubb, P. J. & Metcalfe, D. J. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. **Functional Ecology** 10: 512-520.
- Hanba, Y. T.; Kogami, H. & Terashima, I. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment** 25: 1021-1030.
- He, J.; Chee, C. W. & Goh, C. J. 1996. Photoinhibition of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. **Plant, Cell and Environment** 19: 1238-1248.
- Hegarty, E. E. & Caballé, G., 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. *In: The Biology of Vines*, (F. E. Putz and H. A. Mooney, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp 313-335.
- Heraut-Broun, V.; Robin, C.; Varlet-Grancher; Afif, D. & Guckert, A. 1998. Light quality (red:far-red ratio): does it affect photosynthetic activity, net CO₂ assimilation, and morphology of young white clover leaves? **Canadian Journal of Botany** 77: 1425-1431.
- Hicks, S. & Turkington, R. 2000. Compensatory growth of three herbaceous perennial species: the effects of clipping and nutrient availability. **Canadian Journal of Botany** 78: 759-767.

- Hinsberg, van A. & Tienderen, van P. 1997. Variation in growth form in relation to spectral light quality (red/far-red ratio) in *Plantago lanceolata* L. in sun and shade populations. **Oecologia** 111: 452-459.
- Hoagland, D. R. & Arnon, D. I. 1938. The water-culture method for growing plants without soil. Berkeley, University of California. **Agricultural Experiment Station** (Circ. 347).
- Hora, R. C. & Soares, J. J. 2002. Estrutura fitossociológica da comunidade de lianas em uma floresta estacional semidecidual na Fazenda Canchim, São Carlos, SP. **Revista Brasileira de Botânica** 25: 323-329.
- Holbrook, N. M & Putz, F. E. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: Plants that climb up and plants that climb down. In: **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith eds.), Chapman & Hall, New York, pp: 363-394.
- Honkanen, T.; Haukioja, E. & Suomela, J. 1994. Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant-herbivore studies. **Functional Ecology** 8: 631-639.
- Horton, P. Ruban, A V. & Walters, R.G. 1996. Regulation of light harvesting in green plants. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 47: 655-684.
- Huante, P. & Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. **Oecologia** 113: 53-66.
- Hunt, R., 1982. Plant growth curves. **The functional approach to growth analysis**. Edward Arnold, London, 248p.
- Johnson, G. N.; Young, A. J.; Scholes, J. D. & Horton, P. 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. **Plant, Cell and Environment** 16: 673-679.
- Johnson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. **The Botanical Review** 41: 233-258.

- Kamaluddin, M. & Grace, J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. **Annals of Botany** 69: 47-52.
- Kazda, M. & Salzer, J. 2000. Leaves of lianas and self-supporting plants differ in mass per unit area and in nitrogen content. **Plant Biology** 2: 268-271.
- Kim, A. C., 1996. Lianas da Mata Atlântica do Estado de São Paulo. **Dissertação de Mestrado**. Universidade Estadual de Campinas, Campinas-SP.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical tree species. **Oecologia** 98: 419-428.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp.559-596.
- Kitao, M.; Lei, T. T.; Koike, T.; Tobita, H. & Maruyama, Y. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. **Plant, Cell and Environment** 23: 81-89.
- Knapp, A. P. & Carter, G. A. 1998. Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. **American Journal of Botany** 85: 940-946.
- Krause, G. H.; Virgo, A. & Winter, K. 1995. High susceptibility to photoinhibition of young leaves of tropical forest trees. **Planta** 197: 583-591.
- Krause, G. H. & Winter, K. 1996. Photoinhibition of photosynthesis in plants growing in natural tropical forest gaps. A chlorophyll fluorescence study. **Botanica Acta** 109: 456-462.
- Krause, G. H.; Koroleva, O., Y.; Dalling, J. W. & Winter, K. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant Cell and Environment** 24: 1345-1352.
- Kursar, T. A. & Coley, P. D. 1999. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia** 121: 489-498.

- Küppers, M., 1984. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow. II. Stomatal responses, water use, and hydraulic conductivity in the root/leaf pathway. **Oecologia** **64**: 344-354.
- Küppers, M., 1985. Carbon relations and competition between woody species in a Central European hedgerow IV: Growth form and partitioning. **Oecologia** **66**: 343-352.
- Kwesiga, K. Grace, J. 1986. The role of the red/far-red ratio in the response of tropical tree seedlings to shade. **Annals of Botany** **57**: 283-290.
- Lambers, H. & Poorter, H., 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. **Advances Ecological Research** **23**: 187-261.
- Langenheim, J. H.; Osmond, C. B.; Brooks, A. & Ferrar, P. J. 1984. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species. **Oecologia** **63**: 215-224.
- Lebrón, M. L. 1979. An autoecological study of *Palicourea riparia* Benthham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. **Oecologia** **42**: 31-46.
- Lee, D.W. 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical forests. **Biotropica** **19**: 161-166.
- Lee, D.W., 1988. Simulating forest shade to study the developmental ecology of tropical plants: juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology** **4**: 281-292.
- Lee, D. W.; Bone, R. A.; Tarsis, S. L. & Storch, D. 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. **American Journal of Botany** **77**: 370-380.
- Lee, D. W. & Graham, R. 1986. Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. **American Journal of Botany** **73**: 1100-1108.

- Lee, D.W.; Krishnapilay, B.; Mansor M.; Mohamad, H. & Yap S. K., 1996. Irradiance and spectral quality affect asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology** 77: 568-580.
- Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Baskaran, K.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap S. K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia** 110: 1-9.
- Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Johnson, P.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S. K. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany** 87: 447-455.
- Lee, D. W. & Richards, J. H. 1991. Heteroblastic development in vines. In: *In: The Biology of Vines*, (F. E. Putz and H. A. Mooney, eds.), Cambridge University Press, Cambridge pp. 205-243.
- Lei, T. T.; Tabuchi, R.; Kitao, M. & Koike, T. 1996. Functional relationship between chlorophyll content and leaf reflectance, and light capturing efficiency of Japanese forest species. **Physiologia Plantarum** 96: 411-418.
- Leishman, M. R. & Westoby, M., 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. **Functional Ecology** 8: 205-214.
- Leitão-Filho, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In: **Ecologia e Preservação de uma Floresta Tropical Urbana: Reserva de Santa Genebra** (Morelato, P. C. & Letão-Filho, H. F, eds.). Editora da Unicamp, Campinas.
- Lemos-Filho, J. P. 2000. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revista Brasileira de Botânica** 23: 45-50.
- Lichtenthaler, H. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomenbranes. **Methods in Enzimology** 148: 351-383.

- Loach, K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings. I. Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. **New Phytologist** **66**: 607-621.
- Loach, K. 1970. Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. **New Phytologist** **69**: 273-286.
- Logan, B. A.; Barker, D. H.; Demmig-Adams, B. & Adams, W. W. 1996. Acclimation of leaf carotenoid composition and ascorbate levels to gradients in the light environment within an Australian rainforest. **Plant, Cell and Environment** **19**: 1083-1090.
- Long, S. P.; Humphries S. & Falkowski P.G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **45**: 633-662.
- Longbrake, A. C. W. & McCarthy, B. 2001. Biomass allocation and resprouting ability of princess tree (*Paulownia tomentosa*: Scrophulariaceae) across a light gradient. **American Midland Naturalist** **146**: 388-403.
- Lovelock, C. E.; Jebb, M. & Osmond, C. B. 1994. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. **Oecologia** **97**: 297-307.
- Lovelock, C. E.; Posada, J. & Winter, K. 1999. Effects of elevated CO₂ and defoliation on compensatory growth and photosynthesis of seedlings in a tropical tree, *Copaifera aromatica*. **Biotropica** **31**: 279-287.
- Lusk, C. H. & Del Pozo, A. 2002. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. **Austral Ecology** **27**: 173-182.
- Lüttge, U. 1997. **Physiological Ecology of Tropical Plants**. Springer-Verlag, Berlin, 384p.
- de Mattos, E. A.; Thorsten, E. E.; Grams, E. B.; Franco, A. C.; Kerwer-Haag, A.; Herzog, B.; Scarano, F. R. & Lüttge, U. 1997. Diurnal patterns of chlorophyll a fluorescence and stomatal conductance in species of two types of coastal tree vegetation in southeastern Brazil. **Trees** **11**: 363-369.

- de Mattos, E. A.; Herzog, B. & Lüttge, U. 1999. Chlorophyll fluorescence during CAM-phases in *Clusia minor* L. under drought stress. **Journal of Experimental Botany** **50**: 253-261.
- de Mattos, E. A.; Lobo, P. C. & Joly, C. A. 2002. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. **Australian Journal of Botany** **50**: 241-246.
- Maxwell, K. & Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. **Journal Experimental Botany** **51**: 659-668.
- McKiernan, M. & Baker, N. 1991. Adaptation to shade of light-harvesting apparatus in *Silene dioica*. **Plant, Cell and Environment** **14**: 205-212.
- Metcalf, D. J. & Grubb, P. J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. **Functional Ecology** **11**: 215-221.
- Meyer, G. A. 1998. Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. **Functional Ecology** **12**: 270-279.
- Molofsky, J. & Augspurger, C.K., 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology** **73**: 68-77.
- Montgomery, R. A. & Chazdon, R. L. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. **Oecologia** **131**: 165-174.
- Morellato, L. P. C. & Leitão-Filho, H. F., 1996. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. **Biotropica** **28**: 180-191.
- Morgan, D.C. & Smith, H. 1979. A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. **Planta** **145**: 253-258
- Mulkey, S. S. & Pearcy, R. W. 1992. Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. **Functional Ecology** **6**: 719-729.

- Mulkey, S. S.; Wright, J. S. & Smith, A. P. 1991. Drought acclimation of an understory shrub (*Psychotria limonensis*: Rubiaceae) in a seasonally dry tropical forest in Panama. **American Journal of Botany** **78**: 579-587.
- Mulkey, S. S.; Wright, J. S. & Smith, A. P. 1993. Comparative physiology and demography of three Neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. **Oecologia** **96**: 526-536.
- Mulkey, S. S. & Wright, J. S. 1996. Influence of seasonal drought on the carbon balance of tropical forest plants. *In*: **Tropical Forest Plant Ecophysiology**, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 187-216.
- Muraoka, H. Tang, Y.; Terashima, I.; Koizumi, H. & Washitani, I. 2000. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. **Plant, Cell and Environment** **23**: 235-250.
- Murchie, E. H. & Horton, P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment** **20**: 438-448.
- Oba, G. 1994. Responses of *Indigofera spinosa* to simulated herbivory in a semidesert of North-West Kenya. **Acta Oecologica** **15**: 105-117.
- Osborne, B. A. & Raven, J. A. 1986. Light absorption by plants and its implications for photosynthesis. **Biological Reviews** **61**: 1-61.
- Osborne, B. A.; Clabby, G. T.; Horsley, D. & Nolan, P. F. 1994. Is acclimation required for success in high light environments? A case study using *Mycelis muralis* (L.) Dumort (Asteraceae). **New Phytologist** **127**: 363-375.
- Öquist, G.; Anderson, J. M.; McCaffery S.; Chow, W. S. 1992. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. **Planta** **188**: 422-431.
- Osunkoya, O. O.; Ash, J. E. 1991. Acclimation to a change in light regime in seedlings of six Australian rainforest tree species. **Australian Journal of Botany** **39**: 591-605.

- Osunkoya, O. O.; Ash, J. E.; Hopkins, M. S.; Graham, A. W. 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. **Journal of Ecology** **82**: 149-163.
- Paige, K. N. 1999. Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. **Oecologia** **118**: 316-323.
- Pearcy, R. W. 1987. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understory micro-environments. **Functional Ecology** **1**: 169-178.
- Pearcy, R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **41**: 421-453.
- Peñalosa, J. 1982. Morphological specialization and attachment success in two twinning lianas. **American Journal Botany** **69**: 1043-1045.
- Peñalosa, J. 1983. Shoot dynamics and adaptive morphology of *Ipomoea phillomega* (Vell.) (Convolvulaceae), a tropical rainforest liana. **Annals of Botany** **52**: 737-754.
- Peñalosa, J. 1984. Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas. **Biotropica** **16**: 1-9.
- Pijl, L. van der. 1982. **Principles of Dispersal in Higher Plants**, 3rd edition, Springer-Verlag, Berlin 214p.
- Poorter, H. & Nagel, O. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. **Australian Journal Plant Physiology** **27**: 595-607.
- Poorter, H. & Pothmann, P. 1992. Growth and carbon economy of fast-growing and a slow-growing grass species as dependent on ontogeny. **New Phytologist** **120**: 159-166.
- Poorter, H. & Remkes, C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. **Oecologia** **83**: 553-559.

- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** 13: 396-410.
- Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. **Functional Ecology** 15: 113-123.
- Poorter, L. & Oberbauer, S. F. 1993. Photosynthetic induction responses of two rainforest tree species in relation to light environment. **Oecologia** 96: 193-199.
- Poorter, L.; Oberbauer, S. F. & Clarck, D. B. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. **American Journal of Botany** 82: 1257-1263.
- Popma, J. & Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia** 75: 625-632.
- Popma, J. & Bongers, F. 1991. Acclimation of seedlings of three Mexican tropical rain forest tree specie to a change in light availability. **Journal of Tropical Ecology** 7: 85-97.
- Poulson, T. L. & Platt, W. J. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. **Ecology** 70: 553-559.
- Powles, S. B. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review Plant Physiology** 35: 15-44.
- Prado, C. H. B. A.; Moraes, J. A. P. V. & de Mattos, E. A. 1994. Gas exchange and leaf water status in potted plants of *Copaifera langsdorffii*. 1. Responses to water stress. **Photosynthetica** 30: 207-213.
- Press, W.; Teukolsky, S. A.; Vetterling, W. T. & Flannery, B. P. 1994. **Numerical Recipes in Fortran**. Cambridge University Press, Cambridge, 963p.
- Putz, F. E., 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. **Ecology** 65: 1713-1724.

- Putz, F. E., 1990. Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. **Biotropica** **22**: 103-105.
- Putz, F. E. & Chai, P. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. **Journal Ecology** **75**: 523-531.
- Putz, F.E. & Holbrook, N. M., 1991. Biomechanical studies of vines. *In* **The Biology of Vines**, (F. E. Putz and H. A. Mooney, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 73-97.
- Putz, F. E. & Mooney, H. A., 1991. **The Biology of Vines**. Cambridge University Press, Cambridge, 526p.
- Putz, F.E. & Windsor, D. M., 1987. Liana Phenology on Barro Colorado Island, Panama. **Biotropica** **19**: 334-341.
- Quick, W. P.; Chaves, M. M.; Wendler, R.; David, M.; Rodrigues, M. L.; Passarinho, J. A.; Pereira, J. S.; Adcock, M. D.; Leegood, R. C. & Stitt, M. 1992. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. **Plant, Cell and Environment** **15**: 25-35.
- Raich, J. W. 1989. Seasonal and spatial variation in the light environment in a tropical dipterocarp forest and gaps. **Biotropica** **21**: 299-302.
- Ramos, J. & Grace, J. 1990. The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from Mexico. **Functional Ecology** **4**: 667-677.
- Rascher, U.; Liebig, M. & Lüttge, U. 2000. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. **Plant, Cell and Environment** **23**: 1397-1405.
- Reich, P. B.; Tjoelker, M. G.; Walters, M. B.; Vanderklein, D. W. & Buschena, C. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. **Functional Ecology** **12**: 327-338.

- Restom, T. G. & Nepstad, D. C. 2001. Contribution of vines to the evapotranspiration of a secondary forest in eastern Amazonia. **Plant and Soil** **236**: 155-163.
- Rezende, A. A. 1997. Levantamento florístico das espécies de lianas da Estação Ecológica do Nordeste Paulista – São José do Rio Preto/Mirassol, SP, Chave de identificação e diagnoses. **Dissertação de Mestrado**. Instituto do Biologia, UNICAMP, Campinas.
- Richards, P. W. 1952. **The Tropical Rain Forest**. Cambridge University Press, Cambridge, 450p.
- Riddoch, J.; Grace, J.; Fasehun, F. E.; Riddoch, B. & Lapido, O. 1991. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. **Journal of Ecology** **79**: 491-503.
- Rijkers, T.; Vries, P. J.; Pons, T. L. & Bongers, F. 2000. Photosynthetic induction in saplings of three shade-tolerant tree species: comparing understory and gap habitats in a French Guiana rain forest. **Oecologia** **125**: 331-340.
- Rosenthal, J. P. & Kotanen, P. M. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology and Evolution** **9**: 145-148.
- Rosevear, M. J.; Young, A. J. & Johnson, G. N. 2001. Growth conditions are more important than species origin in determining leaf pigment content of British plant species. **Functional Ecology** **15**: 474-480.
- Roy, J. & Salager, J. L. 1992. Midday depression of net CO₂ exchange of leaves of an emergent rain forest tree in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** **8**: 499-504.
- Sanches, M. C. 1997. Espécies de lianas da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas-SP: Longevidade das sementes e crescimento inicial. **Dissertação de Mestrado**. Instituto de Biologia-UNICAMP, Campinas.
- Sanches, M. C. & Válio, I. F. M. 2002a. Seed and seedling survival of some climber species in a Brazilian tropical forest. **Biotropica** **34**: 323-327.

- Sanches, M. C. & Válio, I. F. M. 2002b. Seedling growth of climbing species from a southeast Brazilian tropical forest. **Plant Ecology** **154**: 51-59.
- Santos, H. P. 2002. Importância ecofisiológica da reserva de xiloglucano e o controle de sua mobilização em cotilédones de *Hymenaea courbaril* L. **Tese de Doutorado**, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas, SP.
- Saverimuttu, T & Westoby, M. 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. **Journal of Ecology** **84**: 681-689.
- Seiwa, K. & Kikuzawa, K. 1996. Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. **Vegetatio** **123**: 51-64
- Sims, D. A. & Pearcy, R. W. 1989. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. **Oecologia** **79**: 53-59.
- Schierenbeck, K. A. & Marshall, J. D. 1993. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera sempervirens* and *L. japonica* (Caprifoliaceae). **American Journal of Botany** **80**: 1292-1299.
- Schmitt, J. & Wulff, R. D. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. **Trends in Ecology and Evolution** **8**: 46-51.
- Schnitzer, S. A.; Dalling, J. W. & Carson, W. P. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. **Journal of Ecology** **88**: 655-666.
- Schnitzer, S. A. & Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology and Evolution** **17**: 223-230.
- Silvestrini, M. 2000. Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climática) de uma Floresta Estacional Semidecidual. **Dissertação de Mestrado**. Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.

- Sipe, T. W. & Bazzaz, F. A. 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: survival and growth. **Ecology** **76**: 1587-1602.
- Smith, H. & Hayward, P. 1985. Fluence rate compensation of the perception of red: far-red ratio by phytochrome in light-grown seedlings. **Photochemistry and Photobiology** **42**: 685-688.
- Smith, H. & Whitelam, C. G. 1990. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. **Plant, Cell and Environment** **13**: 695-707.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1981. **Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**, 2nd Edition, W. H. Freeman and Company, New York, USA, 859p.
- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2001. Seed size, seed germination and seedling survival of Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Biotropica** **33**: 447-457.
- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2003a. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica** **26**: 35-47.
- Souza, R. P. & Válio, I. F. M. 2003b. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. **Brazilian Journal Plant Physiology** **15**: 49-54.
- Spina, A. P.; Ferreira, W. M.; Leitão-Filho, H. F. 2001. Floração, frutificação e síndromes de dispersão de uma comunidade de floresta de brejo na região de Campinas (SP). **Acta Botanica Brasilica** **15**: 349-368.
- Stevens, G., 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. **Ecology** **68**: 77-81.
- St-Jacques, C.; Labrecque, M. & Bellefleur, P. 1991. Plasticity of leaf absorbance in some broadleaf tree seedlings. **Botanica Gazeta** **152**: 195-202.
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. **Oecologia** **87**: 377-387.

- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F. A. 1996. Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology*, (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 162-186.
- Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology and Evolution** **14**: 179-185.
- Stuefer, J. F. & Huber, H. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. **Oecologia** **117**: 1-8.
- Swaine, M. D.; Whitmore, T. C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rainforests. **Vegetatio** **75**: 81-86.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 1998. **Plant Physiology**. 2nd Edition, Sinauer, Sunderland, USA, 792p.
- Tanner, V. & Eller, B. M. 1986. Epidermis Structure and its significance for the optical properties of leaves of the Mesembryanthemaceae. **Journal Plant Physiology** **125**: 285-294.
- Tenhunen, J.D.; Lange, O. L.; Braun, M.; Meyer, A.; Lösch, R. & Pereira, J. S. 1980. Midday stomatal closure in *Arbutus unedo* leaves in a natural macchia and under simulated habitat conditions in an environmental chamber. **Oecologia** **147**: 365-367.
- Tenhunen, J.D.; Lange, O. L. & Braun, M. 1981. Midday stomatal closure in Mediterranean type sclerophylls under simulated habitat conditions in an Environmental Chamber. II. Effect of the complex of leaf temperature and air humidity on gas exchange of *Arbutus unedo* and *Quercus ilex*. **Oecologia** **50**: 5-11.
- Tenhunen, J.D.; Lange, O. L.; Gebel, J.; Beyschlag, W. & Weber, J. A. 1984. Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. **Planta** **162**: 193-203.

- Teramura, A. H; Gold, W. G. & Forseth, I. 1991. Physiological ecology of mesic, temperate woody vines. *In: The Biology of Vines*, (F. E. Putz and H. A. Mooney, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 245- 286.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W., 1992. Dynamic stomatal behavior and its role in carbon gain during lightflecks of a gap phase and an understory *Piper* species acclimated to high and low light. **Oecologia** 92: 222-228.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W., 1993a. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. I. VPD effects on the transient stomatal response to lightflecks. **Oecologia** 94: 388-394.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W., 1993b. Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest *Piper* species. II. Stomatal versus biochemical limitations during photosynthetic induction. **Oecologia** 94: 395-402.
- Tinoco-Ojanguren, C. & Pearcy, R.W., 1995. A comparison of light quality and quantity effects and steady-state and dynamic photosynthetic characteristics of tropical tree species. **Functional Ecology** 9: 222-230.
- Thiele, A.; Krause, G. H. & Winter, K. 1998. In situ study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophyll cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical forest. **Australian Journal Plant Physiology** 25: 189-195.
- Thompson, W. A.; Kriedemann, P. E. & Craig, I. E. 1992a. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. **Australian Journal Plant Physiology** 19: 1-18.
- Thompson, W. A.; Kriedemann, P. E. & Craig, I. E. 1992b. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. II. Leaf gas exchange and component process of photosynthesis. **Australian Journal Plant Physiology** 19: 19-42.
- Turnbull, M. H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rainforest tree species. **Oecologia** 87: 110-117.

- Tyree, M. T. & Ewers, F. W. 1996. Hydraulic architecture of woody tropical plants. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology* (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New York, pp. 217-242.
- Válio, I. F. M. 2001. Effects of shading and removal of plants parts on growth of *Trema micrantha* seedlings. **Tree Physiology** 21: 65-70.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forests of the world: a review. *In: Physiological Ecology of Plants in The Wet Tropics*, (E. Medina, H. A. Mooney and C. Vázquez-Yanes, eds.), Dr. W. Junk, The Hague, The Netherlands, pp. 37-50.
- Veenendaal, E. M.; Swaine M. D.; Lecha, R. T.; Walsh, M. F.; Abebrese, I. K. & Owusu-Afriyie, K. 1996. Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. **Functional Ecology** 10: 501-511.
- Vogelmann, T. C. 1993. Plant tissue optics. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 44: 231-251.
- Walters, M. B. & Field C. B. 1987. Photosynthetic light acclimation in two rainforest *Piper* species with different ecological amplitudes. **Oecologia** 72: 449-456.
- Walters, M. B.; Kruger, E. L. & Reich, P.B., 1993a. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. **Oecologia** 94: 7-16.
- Walters, M. B.; Kruger, E.L. & Reich, P. B., 1993b. Relative growth rate in relation to physiological to morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species, light environment and ontogenetic considerations. **Oecologia** 96: 219-231.
- Walters, M. B. & Reich, P. B. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. **Ecology** 77: 841-853.
- Walters, M. B. & Reich, P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. **Ecology** 81: 1887-1901.

- Wang, G. G.; Qian, H. & Klinka, K. 1994. Growth of *Thuja plicata* seedlings along a light gradient. **Canadian Journal of Botany** 72: 1749-1757.
- Westoby, M.; Jurado, E. & Leishman, M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. **Trends in Ecology and Evolution** 11: 368-372.
- White, A. J. & Critchley, C. 1999. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. **Photosynthesis Research** 59: 63-72.
- Whitmore, T. C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *In: Ecology of Tropical Tree Seedlings*. Unesco/Parthenon, Paris/ Carnforth, pp. 3-39
- Winter, K.; Osmond, C. B. & Hubick, K. T. 1986. Crassulacean acid metabolism in the shade. Studies on an epiphytic fern, *Pyrrosia longifolia*, and other rainforest species from Australia. **Oecologia** 68: 224-230.
- Woods, D. B. & Turner, N. C. 1971. Stomatal response to changing light by four tree species of varying shade tolerance. **New Phytologist** 70: 77-84.
- Young, A. J. 1991. The photoprotective role of carotenoids in higher plants. **Physiologia Plantarum** 83: 702-708.
- Yu, H. & Ong, B-L, 2001. Responses of *Acacia mangium* seedlings to different irradiances. **Photosynthetica** 39: 477-479.
- Zots, G. & Winter, K. 1996. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. *In: Tropical Forest Plant Ecophysiology* (S. S. Mulkey, R. L. Chazdon, R. and A. P. Smith, eds.), Chapman & Hall, New, York, pp. 89-113.

APÊNDICE

Espectro de radiação do filtro de coloração roxa.

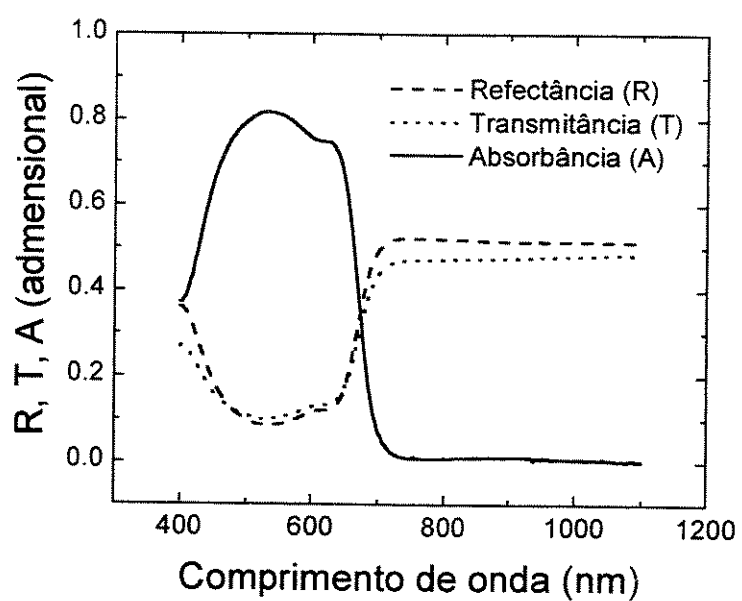


Figura A. Espectro de radiação do filtro utilizado no experimento de crescimento sob diferentes condições da DFF e da razão VVE.